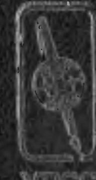
Л. И. Лотова

Морфология и анатомия высших растений



УРСС

Л. И. Лотова

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ



Эдиториал УРСС • Москва • 2001

ББК 28.592я73

Ответственный редактор —
доктор биологических наук, профессор А. П. Меликян

Лотова Людмила Ивановна

Морфология и анатомия высших растений

М.: Эдиториал УРСС, 2001. — 528 с.

ISBN 5-8360-0140-5

Учебное пособие предназначено для студентов биологических факультетов университетов. В нем освещены особенности растений как живых организмов, место высших растений в системе органического мира, гипотезы их происхождения, анатомо-морфологическая дифференциация, онтогенетические и эволюционные аспекты развития их структуры, приспособленность к общим условиям жизни на суше и экологическим факторам конкретной среды обитания. Большое внимание уделено репродуктивной ботанике, в том числе эволюции размножения, приведшей к образованию наиболее совершенного типа диаспор — семени. В пособии продемонстрировано морфолого-биологическое разнообразие высших растений, показано теоретическое и практическое значение морфологии как фундаментальной ботанической дисциплины.

Группа подготовки издания:

Директор — Доминго Марин Рикой
Заместители директора — Наталья Финогенова, Ирина Макеева
Компьютерный дизайн — Виктор Романов
Верстка — Ксения Пулькина
Редакционно-корректурные работы — Елена Кудряшова, Анна Шабалина
Обработка текста — Евгений Макаров
Обработка указателей — Андрей Стулов
Техническая поддержка — Анна Тюрина, Наталья Аринчева
Менеджер по продажам — Алексей Петяев

Издательство «Эдиториал УРСС». 113208, г. Москва, ул. Чертановская, д. 2/11, к.п. Лицензия ИД №03216 от 10.11.2000 г. Гигиенический сертификат на выпуск книжной продукции №77.ФЦ.8.953.П.270.3.99 от 30.03.99 г. Подписано к печати 16.06.2000 г. Формат 60×88/16. Доп. тираж 1600 экз. Печ. л. 33. Зак. № 53

Отпечатано в ГУП «Облиздат». 248640, г. Калуга, пл. Старый торг, 5.



ISBN 5-8360-0140-5

От автора

Со времени выхода в свет последнего издания учебника по анатомии и морфологии растений (Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Мейер К. И., Раздорский В. Ф., Уранов А. А.), по которому занимаются студенты биологических факультетов университетов, прошло более 30 лет. Естественно, давно уже возникла необходимость создания нового учебного пособия, отражающего современное состояние науки.

Предлагаемая вашему вниманию книга «Морфология и анатомия высших растений» отличается от других аналогичных изданий отсутствием раздела о строении клетки растений как части анатомии растений. Это объясняется тем, что в соответствии с учебными планами в Московском университете им. М. В. Ломоносова и в других университетах страны изучают курс общей цитологии одновременно с ботаникой или немного позднее. Во избежание повторений и изложения строения клетки в кратком варианте в книге опущен этот раздел, однако некоторые вопросы цитологии затронуты в тексте. Подробное описание клеток, составляющих функционально разные ткани, невозможно без анализа их цитологических особенностей.

Университетская программа по ботанике состоит из 2 больших разделов: низшие растения (альгология и микология) и высшие растения.

Курс морфологии и анатомии служит введением к познанию разнообразия высших растений. Он знакомит студентов с общими принципами организации растений, без которых невозможно изучать систематику, рассматривать гипотезы происхождения высших растений, опираясь на сведения, уже полученные студентами из курса альгологии.

В пособии освещены вопросы развития всего растения и его отдельных структур, их преобразования в процессе эволюции, дано представление о растении как целостной структурно-функциональной системе, приспособленной к жизни на суше и адаптированной к экологическим условиям конкретной среды обитания.

В основу книги положен курс лекций, которые я читала в Московском университете в течение многих лет. Это помогло определить расположение материала, несколько отличающееся от общепринятого, и, по возможности, избежать традиционного изложения некоторых важных вопросов структурной ботаники.

Пособие иллюстрировано авторскими и заимствованными из русской и зарубежной литературы рисунками.

Надеюсь, что предлагаемая книга заинтересует студентов и преподавателей, а критические замечания, которые возникнут при знакомстве с ней, будут приняты с благодарностью и учтены в дальнейшем.

За годы работы над этим пособием я постоянно пользовалась консультациями заведующего кафедрой высших растений МГУ, члена-корреспондента РАН Вадима Николаевича Тихомирова, профессора Александра Павловича Меликяна, согласившегося быть ответственным редактором книги, доцента Артемия Николаевича Сладкова. Мне приятно, что в течение многих лет я имела возможность работать вместе с ними и с глубокой благодарностью принимала их советы и замечания, которые всегда были благожелательными и полезными.

Я искренне признательна моим ученикам, а ныне сотрудникам кафедры высших растений МГУ — Майе Владимировне Ниловой и Алексею Ивановичу Рудько, оказавшим мне большую помощь в подготовке книги к печати.

Л. И. Лотова

Введение

«Ботаника есть естественная наука, которая учит познанию растений»*. Такое определение ботаники — необходимое и достаточное — дано выдающимся шведским ученым Карлом Линнеем (1707–1778 гг.). В сферу ботаники входят изучение строения и функций растений, их происхождения, эволюции, классификации, взаимоотношений друг с другом и средой обитания, представления об образуемых растениями сообществах, расселении на Земном шаре, использовании и охране.

Конечно, уже первобытный человек обладал первоначальными знаниями о растениях, необходимых для его существования. Это понятно, поскольку его жизнь зависела от знаний о съедобных, ядовитых, целебных растениях и полезных для скота. Обширнейшими сведениями о растениях, особенно сельскохозяйственных и лекарственных, располагали культуры Индии, Финикии, страны древнего Египта и Месопотамии. Не случайно первый «травник на камне» был создан в знаменитом храме в Карнаке фараоном новой египетской династии Тутмосом III.

Но основы ботаники (от греч. botanicós — относящийся к растениям, botané — трава, растение) как научной дисциплины были заложены в античное время Теофрастом (371–286 гг. до н. э.) — любимым и выдающимся учеником великого древнегреческого мыслителя Аристотеля (384–322 гг. до н. э.). Титул «отца ботаники» Теофраст заслужил потому, что его интересовали не только применение растений в хозяйстве и медицине, он исследовал строение и физиологические отправления растений, их распространение, влияние на них почвы и климата. Теофрасту принадлежит и первая классификация растений, хотя и весьма наивная с позиций XX века.

В процессе исторического развития в ботанике появились разные методы изучения растений. Чем более расширялись представления о растениях, тем более дифференцировались научные дисциплины, составляющие ботанику как одну из самых разветвленных естественных наук: морфология в широком понимании, палеоботаника, физиология, биохимия растений, систематика, география, экология растений, геоботаника, палиноморфология, изучающая структуру пыльцевых зерен, и т. д. Особое место среди этих дисциплин занимала и занимает морфология (от греч. morphe — форма и logos — учение).

«Органическая форма — это видимое проявление внутренних связей, характеризующих жизнь на каждом уровне. Она может быть проще всего определена как биологическая организация и представляет собой наиболее важную проблему, с которой сталкиваются изучающие науку о жизни. Форму

---

* *Линней К.* Философия ботаники. М.: Наука, 1989. С. 9.

можно назвать не только душой естественной истории, так как она служит мерой эволюционного родства, но и душой всей биологии, так как она является очевидным и легко доступным изучению проявлением основных черт жизни»*.

По морфологическим признакам судят о разнообразии растений, они составляют основу их классификации; без знания структуры невозможно изучать жизненные отправления растений, в том числе их способность благодаря фотосинтезу создавать органические вещества и увеличивать содержание в атмосфере кислорода. Поэтому изучение структурных особенностей растений необходимо для развития других ботанических дисциплин.

Дифференциация методов исследования строения растений привела к разделению морфологии на многочисленные специальные дисциплины: морфологию в узком смысле слова (макроморфологию), изучающую внешнее строение растений; эмбриологию, изучающую начальные этапы развития семенных растений от заложения репродуктивных структур, осуществляющих размножение, до образования семени; анатомию, изучающую строение растений на клеточном и тканевом уровнях. Учение о клетке в настоящее время составляет содержание самостоятельной биологической дисциплины — цитологии.

Разнообразие методов, используемых в морфологии растений, позволяет решать следующие проблемы, нередко имеющие общебиологическое значение.

1. Изучение топографических закономерностей в строении растений. Главным методом исследования служит описательный, созданный К. Линнеем. Сейчас этот метод обычно называют сравнительно-морфологическим.

2. Изучение закономерностей формообразования (морфогенеза) в процессе индивидуального развития растения — его онтогенеза. Это требует изучения структурных преобразований растения на всех этапах его развития — от зиготы до естественной смерти. При этом важное значение имеет анализ всех проявлений морфогенеза: особенностей роста, морфологической и анатомической дифференциации тела растения, возникающих в процессе его развития, полярности, симметрии, корреляции. Естественно, глубина изучения этих вопросов зависит от тесных контактов морфологии с другими ботаническими дисциплинами: физиологией, генетикой, биохимией, биологией развития.

С этой проблемой связано и развитие репродуктивной биологии, основу которой составляет изучение всех структур и процессов, приводящих к размножению растений — одному из главных свойств всех живых организмов, обеспечивающему не только увеличение числа особей, но и их расселение. Большой интерес в настоящее время вызывает раздел репродуктивной биологии, непосредственно связанный с накоплением биомассы, —

* *Синнот Э.* Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963. С. 14–15.

биотехнологией: культурой изолированных клеток и тканей как способа быстрого размножения растений.

3. Изучение морфогенетических трансформаций в течение длительного процесса эволюции. Развитие этого направления — эволюционной морфологии — основано на синтезе данных онтогенетической морфологии и сравнительной морфологии ныне живущих и вымерших растений. Задача эволюционной морфологии — изучение общих закономерностей преобразования структуры растений в процессе эволюции, без знания которых невозможно решение вопросов, связанных с филогенией растений, отражающей не только родственные отношения между разными таксонами, но и основные направления их эволюции. Таксонами (лат. taxon, во множественном числе taxa) называют любые конкретные систематические группы определенного ранга. Так, таксоном в ранге семейства будет семейство *Ranunculaceae* (лютиковые), в ранге рода — *Ranunculus* L. (лютик), а в ранге вида, например, *Ranunculus repens* L. (лютик ползучий).

О родственных связях прежде всего судят по сходству морфологических признаков. Однако нередко оно может быть не результатом родства, а либо параллельного развития нескольких групп растений от каких-то общих предков, либо следствием конвергенции — появлением сходных особенностей строения под влиянием одинаковых условий существования. Только разностороннее изучение растений и сопоставление данных онтогенетического, сравнительно-морфологического и палеоботанического исследований может восстановить реальный ход их исторического развития, что способствует выявлению родственных связей между таксонами и разработке эволюционной системы растений.

4. Изучение связи между структурой и функцией, между растением и условиями внешней среды.

Взаимодействие структуры и функции составляет основу жизнедеятельности любого организма. Функции без структуры не бывает, структура без функции бессмысленна. Ведь «изучать органы независимо от их отправлений, организмы независимо от их жизни почти так же невозможно, как изучать машину и ее части, не интересуясь их действием»*. Только соединение морфологического и физиологического методов исследования дает представление о растении как целостной структурно-функциональной и весьма динамичной системе, приспособленной к жизни в определенной экологической обстановке и чутко реагирующей на любые изменения внешних условий.

Реакции растений на неблагоприятные факторы среды их обитания проявляются сначала в биохимических и физиологических нарушениях, затем они затрагивают внутриклеточные структуры и, наконец, возникают изменения морфологического характера, заметные невооруженному глазу. Сначала они проявляются у отдельных растений, а впоследствии распространяются

* *Тимирязев К. А.* Жизнь растений. Избранные сочинения. 1949. Т. III. С. 33.

на все сообщество. Оценка уровня деградации растений под действием антропогенных факторов, прогнозирование возможных изменений растений под влиянием неблагоприятных условий составляют сущность ботанического мониторинга (от лат. и англ. monitor — предостерегающий). Его задача — вовремя сигнализировать обо всех случаях превышения отрицательных нагрузок, вызванных деятельностью человека, и принимать действенные меры для изменения режима эксплуатации растительных ресурсов и охраны растительного покрова как части глобальной проблемы сохранения генофонда и охраны окружающей среды.

Само собой очевидно, что морфология растений как фундаментальная ботаническая дисциплина абсолютно необходима для решения разнообразных практических задач: медицинских, лесохозяйственных, природоохранных и многих других. Перечислить все области применения морфологии растений вряд ли возможно.

Предлагаемый учебник посвящен морфологии высших растений. Прежде, чем перейти к анализу закономерностей их строения и демонстрации присущего им морфологического разнообразия, следует определить, что представляет собой растение как объект изучения, каковы его связи с другими живыми организмами, населяющими нашу планету, и, наконец, какое место в мире растений занимают высшие растения.

Часть I

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ И ИХ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В СВЯЗИ С ЖИЗНЬЮ НА СУШЕ

Глава 1

Место высших растений в системе органического мира

1. Прокариоты и эвкариоты

Деление органического мира на царства животных и растений существует с доисторических времен. Важно, что уже в античную эпоху растения были определены как живые существа, обладающие «душой», правда, душой более примитивной, чем у животных и человека.

Современные системы органического мира насчитывают до 20 (!) царств в зависимости от способов питания их представителей, биохимических, цитологических и других особенностей. Пока идет непрекращающаяся дискуссия о числе систем, в качестве рабочего инструмента наиболее удобна система, включающая 4 царства, составляющих 2 надцарства:

1. Надцарство Прокариоты (*Procaryota*).
   Царство Дробянки (*Mychota*).
2. Надцарство Эвкариоты (*Eucaryota*).
   Царство Животные (*Animalia*).
   Царство Растения (*Vegetabilia*).
   Царство Грибы (*Fungi*, *Mycota*).

Различия между про- и эвкариотами основаны на особенностях строения их клеток, образование которых в эволюции органического мира определили 3 важнейших условия.

1. Появление белков, обеспечивающих обмен веществ.
2. Появление генетического кода, определившего строгую последовательность аминокислот в структурных белках и белках-ферментах; эту

функцию выполняют нуклеиновые кислоты, благодаря которым достигается непрерывность и стабильность в ряду клеточных поколений.

3. Появление способа систематического извлечения энергии из окружающей среды.

Прокариоты (от лат. pro — перед, раньше и греч. karyon — ядро), появившиеся, по-видимому, 3,5 млрд лет назад, называют доядерными, или предъядерными организмами. Это бактерии и цианобактерии (цианеи) (рис. 1, 2), у которых нет оформленного ядра, но в центре клетки есть зона с высокой концентрацией ДНК — так называемый *нуклеоид*. Носитель генетической информации — *генофор* — представляет собой кольцевую молекулу ДНК, закрепленную на плазматической мембране — *плазмалемме*. Клетки делятся перетяжками или с помощью перегородок.

Эвкариотическая (от греч. эй — хорошо, полностью и karyon — ядро) клетка появилась значительно позднее прокариотической — около 1 млрд лет назад. Главная ее особенность — наличие морфологически выраженного ядра (рис. 3), имеющего оболочку, состоящую из 2 липопротеидных мембран.

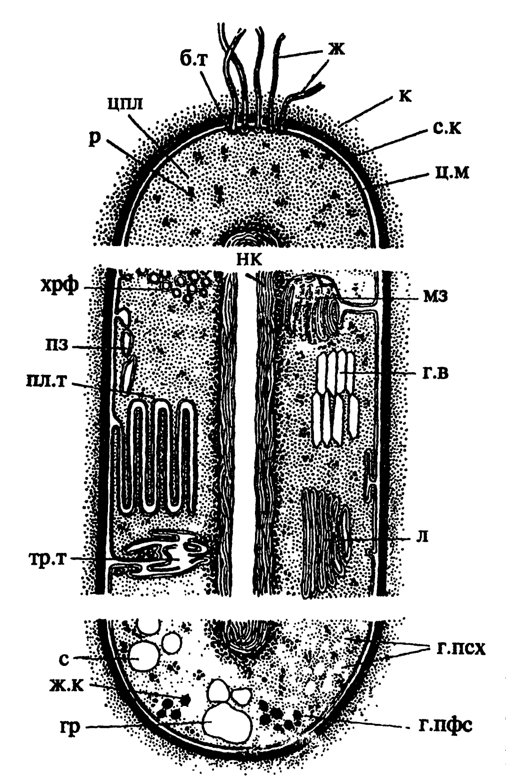


Рис. 1. Схема строения бактериальной клетки.

Обозначения: б.т — базальное тельце, г.в — газовые вакуоли, г.псх — гранулы полисахарида, г.пфс — гранулы полифосфата, гр — гранулы, ж — жгутики, ж.к — жировые капли, к — капсула, л — ламеллы, мз — мезосома, нк — нуклеоид, пз — пузырьки, пл.т — пластинчатые тилакоиды, р — рибосомы, с — отложения серы, с.к — стенка клетки, тр.т — трубчатые тилакоиды, хрф — хроматофоры, ц.м — цитоплазматическая мембрана, цпл — цитоплазма

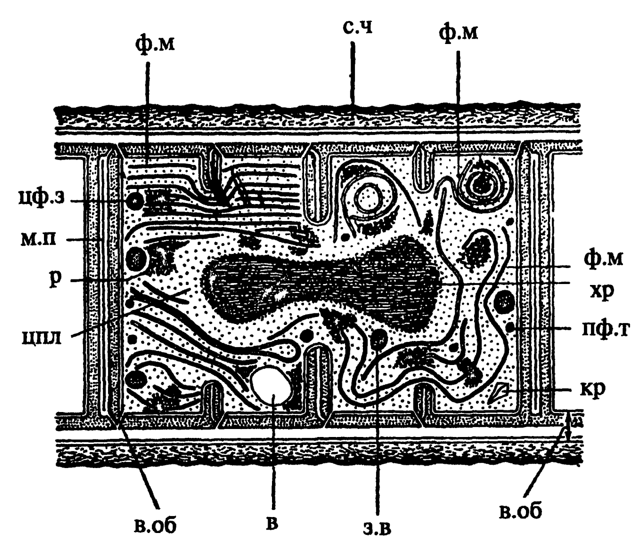


Рис. 2. Схема строения цианобактерии.
Обозначения: в — вакуоли, в.об — вторичная оболочка, з.в — отложения запасных веществ, кр — кристалл, м.п — межклеточная пластинка, пф.т — полифосфатное тельце, р — рибосомы, с.ч — слизистый чехол, ф.м — фотосинтезирующие мембраны, хр — хроматин, цпл — цитоплазма, цф.з — цианофитиновые зерна

Через находящиеся в оболочке поры осуществляется связь содержимого ядра с цитоплазмой. Носителями генетической информации служат *хромосомы*, возникшие вследствие соединения ДНК с особыми белками — гистонами, отсутствующими у прокариот. Число хромосом, их форма и размеры — специфические признаки каждого организма, его *кариотип*.

Образование ядра в эволюции органического мира имело огромное значение.

1. Реализуя заключенную в хромосомах генетическую информацию, оно контролирует происходящие в клетке жизненные процессы и прямо или косвенно участвует в образовании некоторых клеточных органелл.

2. С наличием хромосом связано появление непрямого деления ядра (*митоза*), обеспечивающего равномерное распределение хромосом между ядрами двух образующихся клеток и, как следствие этого, — генетическую идентичность поколений клеток.

3. Объединение в ядре одной клетки наборов хромосом, принадлежащих двум разным организмам, происходящее при половом процессе, привело к появлению его альтернативы — редукционного деления ядра — *мейоза*, сопровождающегося перекомбинацией генов, что способствует образованию более жизнестойких организмов.

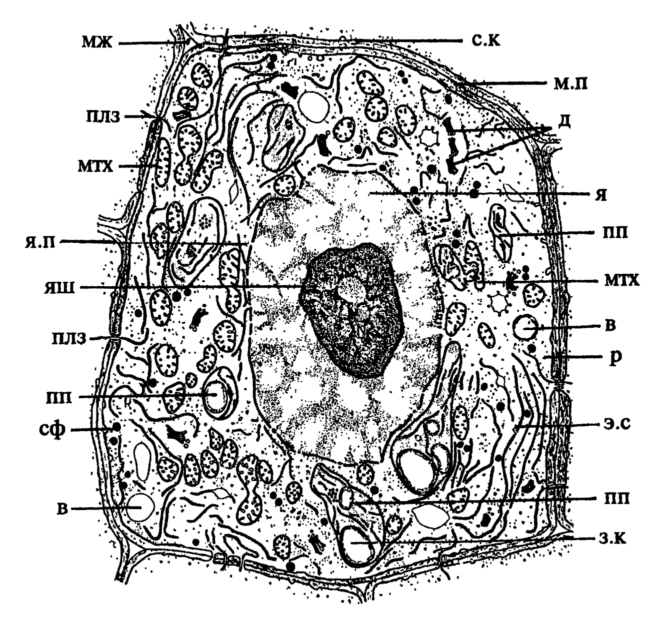


Рис. 3. Схема строения молодой эвкариотической клетки.
Обозначения: в — вакуоли, д — диктиосомы, з.к — зерно крахмала, мж — межклетник, м.п — межклеточная пластинка, мтх — митохондрии, плз — плазмодесмы, пп — пропластиды, р — рибосомы, с.к — стенка клетки, сф — сферосома, э.с — эндоплазматическая сеть, я — ядро, я.п — пора в ядерной оболочке, яш — ядрышко

4. Клетку с одним набором хромосом называют гаплоидной, а имеющую два набора — диплоидной. Встречаются и полиплоидные клетки, число хромосом в которых в 2 и более раз превышают число хромосом диплоидной клетки. Митоз происходит в клетках всех типов, мейоз — только в специализированных клетках, участвующих в процессе репродукции. Число хромосом в этих клетках всегда четное.

5. Усложнение генетического аппарата сопровождалось и дифференциацией протопласта эвкариотической клетки, в которой, по сравнению с клеткой прокариотической, значительно увеличилось число функционально разных органелл, среди которых важнейшее значение имеют органеллы, составляющие энергетическую систему клетки: *митохондрии*, обеспечивающие клетку энергией, и осуществляющие фотосинтез *пластиды*, характерные только для растений.

Особенности прокариот и эвкариот демонстрирует табл. 1.

Таблица 1

Основные особенности прокариот и эвкариот

Признаки	Прокариоты	Эвкариоты
Размеры клеток	1–10 мкм	10–100 мкм и более
Общие особенности организмов	Одноклеточные, колониальные, нитчатые, подвижные, неподвижные	Одноклеточные, колониальные (подвижные и неподвижные), нитчатые, многоклеточные со сложным расчленением тела
Наличие ядра	Оформленного ядра нет. Генофор в виде кольцевой молекулы ДНК	Ядро морфологически хорошо выражено, имеет оболочку из 2 липопротеидных мембран. Вследствие соединения ДНК с гистонами образуются хромосомы
Деление клеток	Перегородками или перетяжками	Делению клетки всегда предшествует деление ядра. Перегородки развиваются центростремительно или центробежно
Плоидность	Гаплоидные организмы, типичного полового процесса нет	Гаплоидные и диплоидные организмы. Наличие полового процесса и редукционного деления ядра определяют чередование в цикле развития гаплоидной и диплоидной фаз
Дифференциация протопластов	Клетка имеет плазмалемму и немногочисленные свободные мембраны, мезосомы, рибосомы, газовые вакуоли, разные гранулы	Клетка имеет органеллы с двумембранными (ядро, митохондрии, пластиды) и одномембранными оболочками (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы, сферосомы, микротельца), рибосомы, плазмалемму
Наличие межклеточных связей	Межклеточных связей нет	Клетки связаны контактами разных типов, у растений — плазмодесмами
Отношение к кислороду	Анаэробные и аэробные организмы	Только аэробные организмы
Способы питания	Гетеротрофные и автотрофные (хемо- и фотосинтезирующие) организмы	Гетеротрофные и автотрофные (фотосинтезирующие) организмы

Продолжение таблицы 1

Признаки	Прокариоты	Эвкариоты
Пигменты фотосинтеза	Бактериофилл, бактериокаротин, хлорофилл А, каротин, фикоциан, фикоэритрин	Хлорофилл A, B, C, D, каротин, ксантофилл, разные добавочные пигменты
Оболочка клетки	Оболочка состоит из гликопептида муреина	Оболочки нет или она состоит из полисахаридов: целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ и др.

2. Растения и животные, их сходство и различия

Высокоорганизованные растения и животные настолько сильно различаются морфологически, что сама постановка вопроса о сходстве и различиях этих организмов, на первый взгляд, кажется странной. Однако, если мы имеем дело с организмами, стоящими на низких уровнях эволюционного развития, то определение их принадлежности к царству животных или царству растений подчас затруднительно. Коралловые полипы и пресноводные губки внешне больше похожи на растения, чем на животных, а среди одноклеточных водорослей немало организмов, напоминающих простейших животных. Сходство с животными обнаруживается в строении и поведении специализированных клеток — зооспор, обеспечивающих размножение ряда растений. И все же растения обладают рядом признаков, хорошо отличающих их от представителей животного мира.

1. Из цитологических особенностей важное значение имеет наличие у растений твердой углеводной *оболочки* — продукта жизнедеятельности протопласта. Между оболочками соседних клеток находится так называемая клеточная, или межклеточная пластинка, состоящая из цементирующих клетки пектиновых веществ.

Клетки животных, как правило, не имеют оболочек, их поверхностные мембраны — плазмалеммы — непосредственно контактируют с другими клетками или с внешней средой. Однако различия между растениями и животными по этому признаку не абсолютны, так как некоторые клетки животных имеют образования, аналогичные клеточным оболочкам растений.

Внутренний слой плазмалеммы состоит из белков, а наружный — практически у всех клеток животных представлен гликокаликсом — гидрофильным слоем, состоящим из полисахаридов, связанных с белками. Он играет роль соединительного слоя между плазмалеммами соседних клеток и аналогичен клеточной пластинке растений. Гликокаликс иногда развит настолько сильно, что образует вокруг плазмалеммы волокнистый чехол, имитирующий оболочку растительной клетки. Примером таких клеток могут

служить клетки эпителия кишечника. С другой стороны, не все клетки растений имеют оболочки. Зооспоры некоторых водорослей в процессе развития их теряют.

2. Существование любых организмов невозможно без поступления в них питательных веществ. Если животные могут активно заглатывать пищу, то растения получают многие вещества, прежде всего минеральные, только в виде водных растворов, беспрепятственно проходящих через оболочки. Плазмалемма, обладающая избирательной проницаемостью, часть растворенных веществ задерживает, остальные проходят внутрь клетки. Естественно, чем больше поверхность поглощения веществ, тем лучше питание растений. Увеличение площади питания достигается не только увеличением общих размеров растения, а, главным образом, их сильным расчленением.

3. Растениям свойственна способность к неограниченному или очень продолжительному *верхушечному росту*, приводящему к нарастанию одних частей на другие. Эту повторяемость однородных участков вдоль продольной оси называют *метамерией* (от греч. meta — после и méros — часть, доля). Многочисленные метамеры (или фитомеры) образуют у растений линейные или сильно разветвленные системы, определяющие специфичность их внешнего вида, но метамерия хорошо выражена только у высокоорганизованных растений.

Метамерия свойственна и животным, у которых она обусловлена разными причинами и возникает разными способами. У ленточных червей, например, она способствует их адаптации к эндопаразитизму и увеличению эффективности размножения, так как каждый членик тела имеет половые органы. У высших животных она может быть связана с упорядочением внутренней организации, интенсификацией присущих им функций или совершенствованием механизмов движения, например, перистальтические движения кишечника способствуют волнообразным изгибам тела при ползании и плавании.

4. Необходимость поглощения минеральных веществ требует закрепления растений на определенном месте, то есть их неподвижности. Конечно, из этого правила есть исключения. Среди зеленых водорослей много подвижных форм, их движения осуществляются с помощью жгутиков; подвижны зооспоры, гаметы, главным образом, мужские. Среди водных растений много плавающих форм, которые пассивно перемещаются течением воды. Рост подземных или стелющихся по земле длинных побегов, способствующий освоению растениями новых территорий, можно рассматривать как проявление активного движения.

В то же время среди животных встречаются организмы, ведущие прикрепленный к субстрату образ жизни, — например, гидра, полипы, губки.

Растениям свойственны также медленные движения, вызываемые разными раздражителями, — тропизмы, настии, нутации. По своей природе они существенно отличаются от движений животных, обусловленных

мышечными сокращениями, регулируемыми нервной системой и сопровождаемыми потреблением энергии, поставщиком которой служит АТФ.

Тропизмы (от греч. trópos — поворот, направление) проявляются в изменении ориентации органов растений в ответ на одностороннее действие факторов внешней среды: света (фототропизм), влажности (гидротропизм), химических раздражителей (хемотропизм), сил гравитации (геотропизм) и т. п. Считают, что под влиянием этих факторов в тканях растений возникает электрофизиологическая поляризация, и появляющаяся разность потенциалов обусловливает перемещение в определенном направлении ауксина — гормона, активизирующего рост.

Тропизмы широко распространены в природе. Так, корни большинства растений растут по направлению к наиболее влажным почвенным горизонтам; листья растений, выращиваемых на подоконниках, всегда обращены к свету; раскрытые корзинки подсолнечника медленно поворачиваются вслед за солнцем (гелиотропизм).

Настии (от греч. nastós — уплотненный) — более быстрые движения, чем тропизмы, вызываемые диффузно действующими факторами: сменой температуры, изменением влажности, освещенности. Они свойственны дорзивентральным органам и определяются разными темпами роста их верхней и нижней сторон, а также тургорными явлениями.

С настиями связаны суточные ритмы открывания и закрывания цветков и соцветий. Так, корзинки козлобородника, открытые рано утром, обычно к 10–11 часам закрываются; цветки белой кувшинки открыты только днем. Это вызвано изменениями температуры и влажности в течение суток.

У широко распространенной в хвойных лесах кислицы тройчатые листья расположены в горизонтальной плоскости только на рассеянном свету, но если на них попадают солнечные лучи, они быстро складываются «зонтиком». У мимозы стыдливой даже при легком прикосновении складываются листочки и поникают черешочки сложных перистых листьев.

Настии обеспечивают не только защиту органов, как видно из этих примеров, они могут иметь и важное адаптивное значение. Открывание цветков табака вечером связано с их опылением ночными насекомыми. У насекомоядного растения росянки настические движения волосков листовой пластинки, на которой находится насекомое, способствуют добыванию азотистой пищи.

Нутации (от лат. nutatio — колебание, качание) — круговые или колебательные движения органов растений. Круговые нутации происходят вследствие упорядоченных, идущих по кругу, местных ускорений роста клеток в зоне растяжения, стимулируемых, по-видимому, гормонами. Нутации хорошо выражены у вьющихся побегов и усиков цепляющихся растений. У прекративших рост листьев и прилистников нутации происходят в результате последовательных изменений тургора в клетках листовых сочленений.

Из изложенного ясно, что ни один из описанных типов медленных движений растений не имеет ничего общего с движениями животных. Все

эти движения связаны с процессами роста и осмотическими явлениями. Обеспечивая оптимальную ориентацию органов, они способствуют наиболее эффективному использованию растениями факторов питания и осуществляют их защиту от неблагоприятных внешних воздействий.

5. С прикрепленным образом жизни связаны и особенности расселения растений, создающие возможность расширения ареала вида. Для этого служат *диаспоры* (от греч. diasporá — рассеивание, разбрасывание) — части разной морфологической природы, естественным путем отделившиеся от растения. Диаспоры могут быть вегетативными (клубни, корневища, луковицы, выводковые почки) и генеративными: споры, семена, плоды. Попав в благоприятные условия, диаспоры дают начало новым растениям.

В отличие от растений животные расселяются по достижении определенного возраста, хотя есть и исключения. Например, расселение гидроидных полипов, ведущих прикрепленный образ жизни, осуществляется на стадии личинок.

6. Самое главное отличие растений от животных — их *автотрофность*: способность в результате фотосинтеза создавать органические вещества из углекислого газа и воды. Для осуществления фотосинтеза необходим пигмент — хлорофилл, который содержат хлорофилловые зерна — *хлоропласты*. Наличие пластид гораздо больше, чем наличие оболочки, определяет уникальность строения растительной клетки.

Растения — единственный на нашей планете источник синтеза органических веществ, потребляемых *гетеротрофными* организмами. Но не все растения способны к фотосинтезу. Растения–паразиты — повилика, заразиха, Петров крест, раффлезия и др. питаются за счет растения–хозяина, а растения–*сапротрофы*, например, гнездовка, — используют для питания вещества, образующиеся при разложении мертвых остатков растений и других организмов. Следовательно, они, как и животные, гетеротрофы, хлорофилла у них нет.

Наряду с синтезирующими клетками в растениях много и гетеротрофных клеток, в которые поступают уже готовые органические вещества. Эти клетки сосредоточены в глубоких слоях корней и стеблей. Из пластид они содержат бесцветные пластиды — *лейкопласты* (от греч. leucos — белый), служащие для депонирования запасных веществ.

При сравнении растений и животных по способу питания главное внимание должно быть уделено не гетеротрофности, широко распространенной в природе, а автотрофности, свойственной исключительно растениям. «Жизнь растения представляет собой постоянное превращение энергии солнечного луча в химические напряжения; жизнь животного, наоборот, представляет превращение химического напряжения в теплоту и движение. В одном заводится пружина, которая спускается в другом»*.

* *Тимирязев К.А.* Избранные сочинения. 1949. Т. I. С. 185.

3. Растения и грибы, их сходства и различия

Раньше биологи относили грибы вместе с бактериями, водорослями и лишайниками в сборную группу низших растений. В настоящее время, как уже было отмечено, бактерии составляют отдельное царство прокариот.

Вегетативное тело гриба, называемое грибницей или *мицелием* (от греч. mykēs — гриб), состоит из тонких ветвящихся нитей, которые у одних грибов многоклеточные, у других — одноклеточные. Клетки грибов чаще всего многоядерные; в клеточном мицелии перегородки между клетками (септы) закладываются в виде кольцевых диафрагм и развиваются центростремительно, оставляя в середине каждой септы сквозное отверстие — пóру. У некоторых грибов гифы, переплетаясь, образуют *плектенхиму* (от греч. plektós — сплетенный и énchyma — напоминающее, налитое) — ложную ткань, клетки которой, в отличие от клеток настоящих тканей, возникают вследствие деления гиф, как правило, только поперек направления их роста. Из плектенхимы состоят так называемые плодовые тела грибов, на которых развиваются органы, продуцирующие споры.

Наряду с этими специфическими особенностями грибы имеют признаки сходства и с животными, и с растениями.

С животными их объединяет прежде всего гетеротрофность, грибы играют огромную роль в разложении отмерших органических остатков. Как и у животных, один из продуктов обмена веществ у грибов — мочевина, а основное вещество запаса — гликоген, а не крахмал, как у растений.

Сходство с растениями состоит в наличии у грибов углеводной оболочки, однако ее скелетные компоненты чаще всего представлены не целлюлозой, а хитином.

Вегетативное тело гриба, как и растение, неподвижно, только специализированные клетки — зооспоры и гаметы — движутся с помощью жгутиков. Грибы способны к неограниченному росту и ветвлению, что приводит к увеличению общей поверхности. Это очень важно, так как питание грибов, как и растений, происходит путем абсорбции веществ.

Глава 2

Высшие растения и водоросли. Гипотезы происхождения высших растений

1. Типы структурной организации водорослей и высших растений

В повседневной жизни слово «водоросль» нередко употребляют по отношению ко всем растениям, обитающим в воде, в том числе рдесту, элодее, пузырчатке и др. Это неправильно. На самом деле, водоросли представляют собой низшие хлорофиллоносные растения, тела которых не расчленены на вегетативные органы, как высшие растения; водоросли живут и в пресной, и в морской воде, но среди них встречаются и наземные формы.

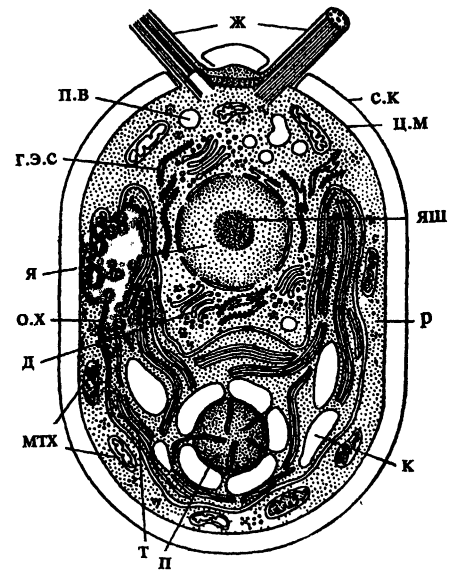


Рис. 4. Схема строения хламидомонады. *Обозначения*: г.э.с — гранулярная эндоплазматическая сеть, д — диктиосома, ж — жгутики, к — крахмальное зерно, мтх — митохондрия, о.х — оболочка хроматофора, п — пиреноид, п.в — пульсирующая вакуоль, р — рибосомы, с.к — стенка клетки, т — тилакоиды, ц.м — цитоплазматическая мембрана, я — ядро, яш — ядрышко

Происхождение высших растений безусловно связано с водорослями (других фототрофных организмов среди эвкариот нет), но только путем тщательного морфолого-биологического анализа тех и других можно попытаться выявить конкретную группу водорослей, которая дала начало предкам высших растений. При этом необходимо иметь в виду, что высшие растения произошли не от ныне живущих водорослей, а от древних, вымерших организмов, сходных по некоторым показателям с современными формами.

Из всех признаков, характеризующих таксоны любых рангов, важное значение имеют структурная организация растений и особенности их размножения.

Среди водорослей есть *одноклеточные*, свободно живущие организмы, пассивно перемещающиеся током воды (хлорелла) или активно передвигающиеся в ней с помощью жгутиков (хламидомонада) (рис. 4). Благодаря сложной дифференциации клетки, эти водоросли выполняют все присущие любому организму функции. Водоросли *ценобиального строения* (рис. 5 А–В) представляют собой окруженные слизистым чехлом скопления фиксированного числа одноклеточных водорослей, по строению сходных с хламидомонадой. Таковы гониум, пандорина, эвдорина. В пределах ценобия клетки автономны, их синхронные деления приводят к образованию новых ценобиев, состоящих из того же числа клеток, что и исходная водоросль. Более высокую ступень организации имеют *колонии* вольвокса (рис. 5 Г), клетки которых дифференцированы на соматические и генеративные, обеспечивающие размножение — образование новых колоний. Физиологическая связь между клетками осуществляется с помощью тяжей цитоплазмы — *плазмодесм*. Это позволяет рассматривать вольвокс как совокупность — континуум (от лат. continuum — непрерывный слой) протопластов составляющих его клеток, что характерно для типичных многоклеточных организмов.

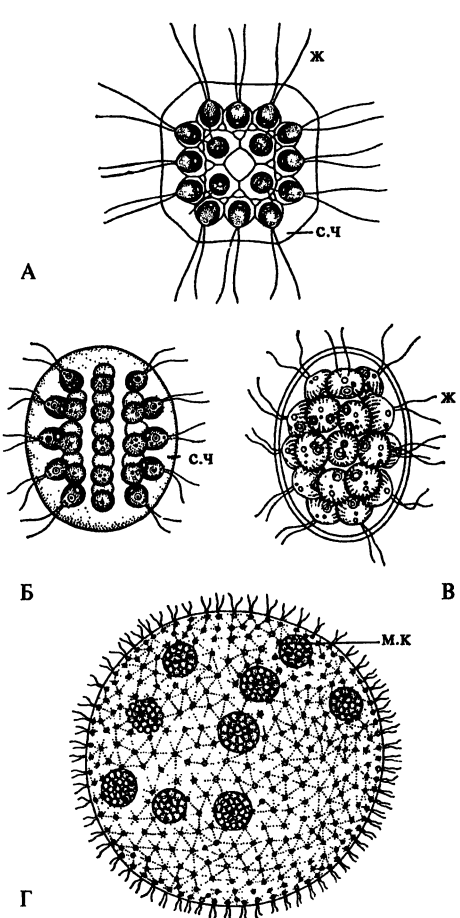


Рис. 5. Ценобиальные (А–В) и колониальная (Г) формы водорослей: А — гониум; Б — эвдорина; В — пандорина; Г — вольвокс. *Обозначения*: ж — жгутики, м.к — молодая колония, с.ч — слизистый чехол

У всех растений поглощение веществ, используемых для питания, осуществляется всей поверхностью тела, поэтому очень важно создание наиболее рационального соотношения между объемом тела и его поверхностью.

При увеличении диаметра шаровидного тела вдвое, его поверхность увеличивается в квадратической, а объем — в кубической зависимостях. Значительное равномерное увеличение размеров водоросли может привести к неблагоприятным последствиям, если поверхность окажется недостаточной для питания организма. Учитывая это, вряд ли можно связать происхождение высших растений с колониальными водорослями типа вольвокса.

Увеличение поверхности при сохранении небольшого объема проще всего достигается путем уплощения организма. Таковы *нитчатые* водоросли, например, улотрикс (рис. 6 А). Его нить состоит из функционально одинаковых клеток за исключением нижней, ризоидальной, прикрепляющей водоросль к субстрату. На увеличении размеров поверхности положительно сказывается ветвление водорослей (рис. 6 Б, В).

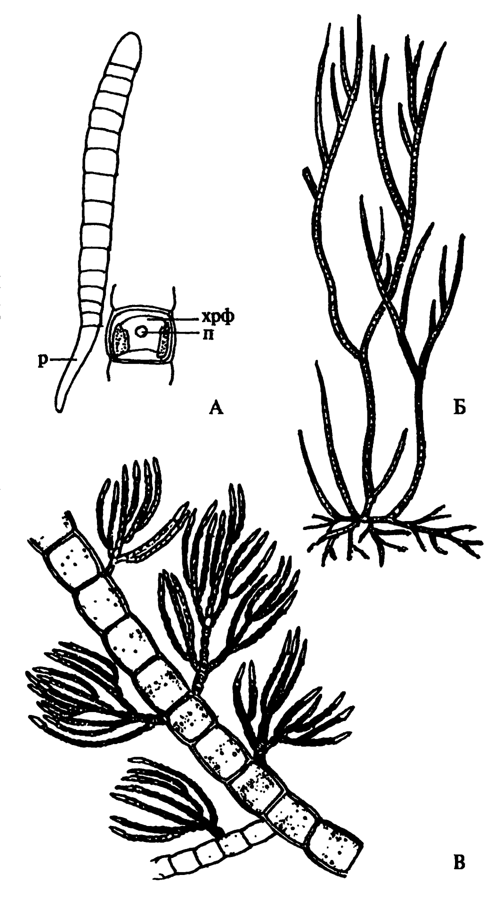


Рис. 6. Нитчатые зеленые водоросли: А — улотрикс; Б — стигеоклониум; В — драпарнальдия.
Обозначения: п — пиреноид, р — ризоидальная клетка, хрф — хроматофор

Заслуживает внимания строение хары (рис. 7 А, Б), от длинной (до 20–30 см) стеблевидной части которой отходят мутовки коротких веточек и ризоиды. Таким образом, главная ось разделена на «узлы» и «междоузлия», напоминая этим хвощи. Рост главной оси осуществляется делением в горизонтальной плоскости куполообразной верхушечной клетки.

Своеобразное морфологическое расчленение и сложную анатомическую дифференциацию имеют некоторые бурые водоросли, в частности ламинария. Ее тело состоит из листовидного ассимилятора, «ствола» и ризоидов. В «стволе» различают мелкоклеточную наружную, крупноклеточную внутреннюю зоны коры и сердцевину из переплетенных нитей и длинных клеток. У дурвиллеи (рис. 8) ассимиляторы ветвятся.

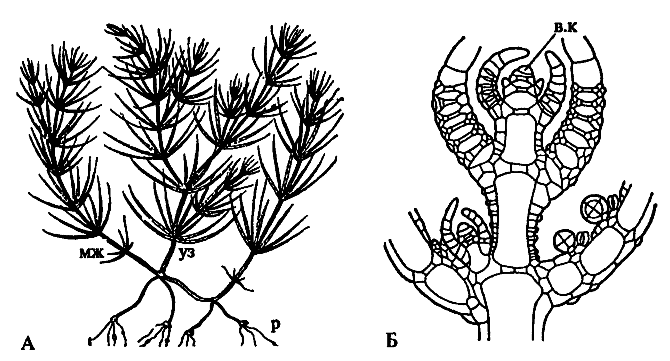


Рис. 7. Общий вид (А) и клеточное строение хары (Б).
Обозначения: в.к — верхушечная клетка, мж — «междоузлие», р — ризоиды, уз — «узел»



Рис. 8. Общий вид бурой водоросли дурвиллеи.
Обозначения: асс — ассимиляторы, ст — «ствол»

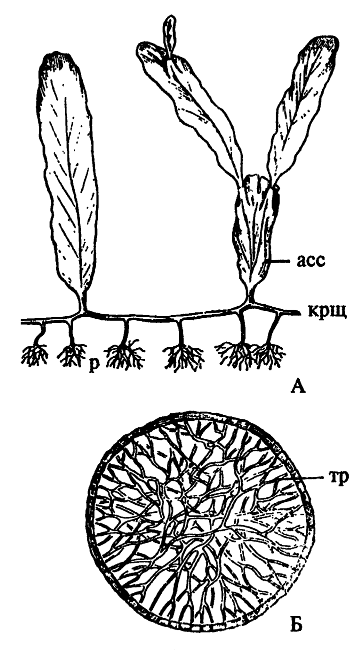


Рис. 9. Общий вид (А) и поперечный разрез корневищеподобной части таллома (Б) каулерпы.
Обозначения: асс — ассимиляторы, крщ — корневищеподобная часть таллома, р — ризоиды, тр — трабекулы

Морфологически с ламинарией сходна каулерпа (рис. 9 А), имеющая стеблевидную часть длиной до 60 см, вниз от нее отходят многочисленные ризоиды, а вверх — листовидные ассимиляторы. Эта водоросль представляет собой гигантскую многоядерную клетку — *ценоцит* (от греч. kainos — новый и kyton — клетка). Ядра вместе с хроматофорами и запасающими пластидами находятся в постенном слое цитоплазмы. От внутренней части оболочки в полость клетки отходят цилиндрические выросты — трабекулы в виде целлюлозных балок, пересекающих полость клетки в разных направлениях (рис. 9 Б). Они не только увеличивают внутреннюю поверхность клетки, но и обусловливают механическую прочность растения.

Таким образом, тенденция к образованию «*листостебельных*» форм у водорослей проявляется в разных типах строения: у растений неклеточной организации (ценоцитов) и у многоклеточных растений, у которых усложнение внешнего строения коррелирует с некоторой внутренней дифференциацией.

Такой тип структурной организации биологически целесообразен, так как разные части растения осуществляют разные функции: ризоиды служат для прикрепления растения к субстрату, ассимиляторы ответственны за органическое питание.

Тело высшего растения расчленено на 3 вегетативных органа: *корень*, не только укрепляющий растение в почве, но и доставляющий ему воду с растворенными в ней минеральными веществами; *лист*, создающий органические соединения в процессе фотосинтеза; *стебель*, служащий посредником между этими органами в транспорте продуктов питания. Это расчленение происходит на основе многоклеточности и анатомической дифференциации. Ценоциты у высших растений сохранились только в качестве специализированных внутренних структур (например, неклеточные млечники).

Все листостебельные растения относят к морфологической группе *Cormophyta* (от греч. cormus — пень, ствол и phyton — растение). У некоторых растений корней нет. Листостебельные мхи, например, кукушкин лен, фунария — первично бескорневые, для поглощения воды у них служат ризоиды. Есть и вторично бескорневые растения, в частности пузырчатка, живущая в верхних слоях воды и не прикрепленная ко дну водоема.

Не все высшие растения расчленены на вегетативные органы. Печеночники из отдела моховидных представляют собой стелющиеся по земле и прикрепленные к ней ризоидами зеленые обычно ветвящиеся пластинки. Такую форму тела называют слоевищем, или *талломом* (см. рис. 203). Эти растения составляют морфологическую группу *Thallophyta* (от греч. thallós — молодая ветка, росток и phyton).

Таким образом, по числу типов структурной организации высшие растения уступают водорослям.

2. Особенности размножения водорослей и высших растений

Среди водорослей и высших растений есть и гаплоидные, и диплоидные организмы, но на определенных этапах их жизненных циклов всегда происходит смена ядерных фаз, которым соответствуют разные поколения: гаплоидный *гаметофит* и диплоидный *спорофит*. Гаметофит продуцирует гаплоидные половые клетки — *гаметы*, которые, копулируя одна с другой, образуют диплоидную *зиготу* — первую клетку *спорофита*. В свою очередь специализированные клетки взрослого спорофита — *спороциты*, делясь мейотически, образуют по 4 гаплоидные споры (точнее, *мейоспоры*). При прорастании из мейоспоры развивается гаметофит (заросток), на нем формируются одноклеточные (у большинства водорослей) или многоклеточные (у некоторых бурых водорослей и всех высших растений) гаметангии. Внутри одних из них образуются мужские, внутри других — женские гаметы. После полового процесса начинается жизненный цикл новой особи.

Гаметофит и спорофит морфологически не всегда четко различимы. У улотрикса (рис. 10 А) спорофит редуцирован до зиготы, первое деление которой оказывается редукционным; у фукуса (рис. 10 Б) практически нет гаметофита, от него остались только гаметы, образованию которых предшествует мейоз. Таким образом, для этих растений характерны соответственно *гаплонтный* жизненный цикл и начальный (зиготный) тип мейоза и *диплонтный* жизненный цикл с конечным (гаметным) типом мейоза.

Изоморфный (от греч. isos — равный и morphe — форма) жизненный цикл с морфологически одинаковыми гамето- и спорофитом, свойствен морской водоросли — ульве (рис. 10 В). У многих водорослей и всех высших растений жизненные циклы гетероморфные (от греч. heteros — другой) с преобладанием спорофита (ламинария, высшие растения, кроме мхов) (рис. 10 Д) или гаметофита (многие водоросли, мхи) (рис. 10 Г); мейоз промежуточного типа, предшествующий образованию мейоспор.

Морфологическое разнообразие встречающихся у водорослей гамет определяет 3 главных типа половых процессов: *изогамный*, *гетерогамный*, *оогамный* (от греч. oon — яйцо и gamos — брак). Первые два осуществляются подвижными гаметами, но при гетерогамии женская гамета крупнее мужской и менее подвижна. Оогамный половой процесс происходит при наличии крупной неподвижной женской гаметы — *яйцеклетки* и очень мелкой, подвижной мужской гаметы — *сперматозоида*. Гаметангий, содержащий яйцеклетку, называют оогонием, а содержащий сперматозоиды — антеридием (от греч. antheros — цветущий). Половой процесс совершается либо внутри оогония, либо, чаще, созревшая яйцеклетка выходит из оогония, и копуляция гамет осуществляется в воде. У всех высших растений женский гаметангий называют *архегонием* (от греч. archē — начало и gone —

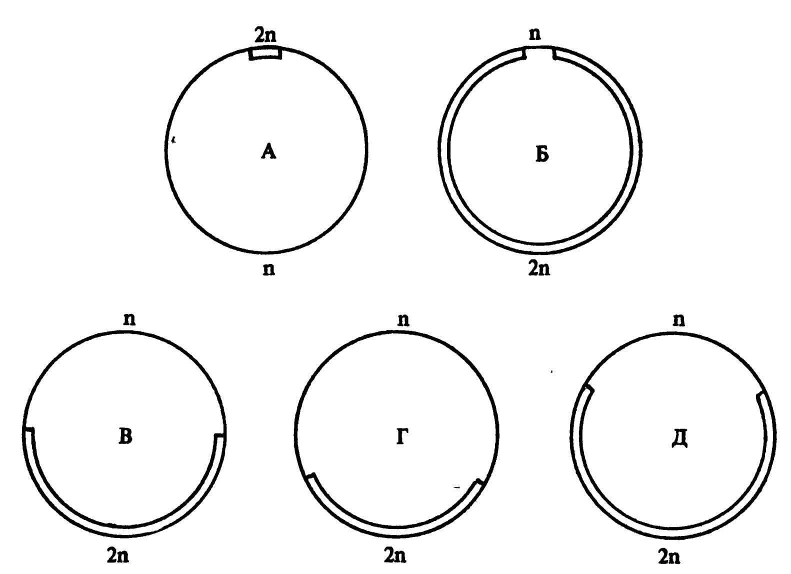


Рис. 10. Схемы циклов развития водорослей и высших растений: А — гаплонтный; Б — диплонтный; В — изоморфный; Г–Д — гетероморфные: Г — гаплодиплонтный; Д — диплогаплонтный (одинарная линия обозначает гаплоидную фазу развития, двойная — диплоидную)

рождение), а мужской — *антеридием*. Половой процесс происходит всегда внутри архегония, что в условиях жизни на суше имеет огромное значение.

Таким образом, высшие растения унаследовали от водорослевых предков гетероморфный жизненный цикл и внутреннее оплодотворение.

3. Гипотезы происхождения высших растений

Решение проблемы происхождения высших растений, то есть практически наземной флоры и растительности, требует ответа на 3 вопроса.

1. Каковы были предки высших растений?
2. Когда высшие растения появились на нашей планете?
3. Какие условия способствовали развитию наземной флоры?

Первые гипотезы, объяснявшие возможность перехода от водорослей к высшим растениям, появились в конце XIX века (Ф. Боуэр, Ф. Фрич, Р. Веттштейн). Внимание исследователей было обращено на:

— строгую ритмичность в смене ядерных фаз и, как следствие этого, — четко выраженное чередование диплоидного, бесполого поколения — спорофита и гаплоидного, полового поколения — гаметофита;
— тенденцию к более мощному развитию спорофита, чем гаметофита, проявляющуюся у всех высших растений за исключением мхов;

— наличие у большинства высших растений, кроме цветковых, специфических многоклеточных половых органов — антеридиев и архегониев, что позволяет называть эти растения архегониальными.

Возникновение спорофита имело важные биологические последствия.

1. С увеличением числа мейозов, происходящих в клетках многоклеточного *спорангия*, связано и увеличение числа возможных перекомбинаций генов, что составляет основу видовой изменчивости.

2. Увеличение числа продуцируемых спорофитом спор, приспособленных к широкому распространению, способствовало более интенсивному размножению и расселению растений. Чем больше спор, тем больше разовьется из них гаметофитов, тем выше вероятность, что они окажутся в условиях, благоприятствующих осуществлению полового процесса, а следовательно, и развитию спорофитов.

Принимая во внимание, что у многих высших растений гаметофиты на ранних стадиях развития имеют нитчатое строение, возможными предками высших растений считали нитчатые зеленые водоросли, обитающие в мелководьях или в полосе прилива, а их дальнейшая эволюция происходила уже после выхода на сушу и сопровождалась не только сложными морфологическими преобразованиями, но и появлением гетероморфного цикла развития.

Г. Шенк, Г. Потонье разработали гипотезу происхождения высших растений от бурых водорослей. Из отечественных ботаников ее сторонником был К. И. Мейер. Обоснованиями этой гипотезы служили наличие у некоторых бурых водорослей, например, у ламинарии, четко выраженной смены поколений и гетероморфного цикла развития, сложное расчленение тела, дифференциация нескольких тканей, а также появление у других представителей этого отдела многоклеточных спорангиев и гаметангиев. В то же время настораживают различия в составе пигментов: бурые водоросли имеют хлорофилл А и С (последний у других растений не выявлен), добавочный пигмент фукоксантин; продуктами запаса служат ламинарин и шестиатомный спирт маннит. Кроме того, бурые водоросли — исключительно морские организмы и, если признать их филогенетическую связь с высшими растениями, то следует предположить, что последние появились в мелководьях морей. Однако, среди архегониальных растений нет представителей морской флоры, лишь 2–3 десятка видов цветковых растений встречаются в соленых водах (явление, несомненно, вторичное).

Во второй половине XX века Л. Стеббинс, М. Шадефо и др. снова стали связывать происхождение высших растений с зелеными водорослями. И те, и другие характеризуются наличием хлорофилла А и В, их пластиды имеют хорошо выраженную систему внутренних мембран, основным запасным веществом служит крахмал. У зеленых водорослей выявлены практически все возможные циклы развития, все типы половых процессов, наряду с подвижными зооспорами у них встречаются и неподвижные *апланоспоры*, характерные для высших растений. Живут они преимущественно

в пресной воде, встречаются и на суше. Такое морфологическое и экологическое разнообразие позволило этой группе водорослей эволюционировать в разных направлениях.

В настоящее время большое распространение получила гипотеза происхождения высших растений от водорослей, напоминающих ныне живущие харовые. С высшими растениями их сближает характер развития межклеточной пластинки, начинающегося на заключительных этапах митоза. У большинства водорослей боковые стенки клетки образуют складку в виде кольцевой диафрагмы, которая, развиваясь центростремительно, смыкается в центре. У высших растений и харовых водорослей в формировании межклеточной пектиновой пластинки участвует *фрагмопласт* — система микротрубочек, располагающихся в экваториальной плоскости митотического веретена. Межклеточная пластинка развивается центробежно. Фрагмопластный тип цитокинеза свойствен и некоторым представителям класса улотриксовых.

Харовые водоросли — организмы со сложным морфологическим расчленением талломов, имеющие многоклеточные оогонии. Они живут не только в пресной, но и солоноватой воде, некоторые ведут наземный образ жизни, хотя и приурочены к влажным местообитаниям. Полагают, что эволюция древнейших харовых водорослей, которая могла привести к возникновению высших растений, происходила в наземных условиях, при этом важную роль играл симбиоз с грибами, обеспечивающий лучшее использование минеральных веществ и поглощение воды, что в условиях жизни на суше имело большое значение.

Существуют и другие взгляды на происхождение высших растений. Согласно одного из них, предками высших растений могла быть какая-то гипотетическая группа, сочетающая признаки бурых и зеленых водорослей.

Все эти гипотезы, конечно, интересны, но на сегодняшний день остаются только гипотезами.

На вопросы о времени и условиях появления высших растений на Земле можно дать более точные ответы.

Если история водорослей началась в протерозое, то высшие растения возникли в палеозое, вероятно, в силуре. К этому времени относится одна из наиболее древних палеоботанических находок — куксония (рис. 11 А), произраставшая на Земле 415 млн лет назад. Она была обнаружена в 1937 г. У. Лангом в силурийских песчаниках Шотландии. Растение представляло собой похожий на водоросль кустик зеленых веточек, несущих спорангии, и прикреплялось к субстрату с помощью ризоидов. Возможно, что первенцы наземной флоры имели еще более простое строение.

Силур считают наиболее вероятным временем возникновения высших растений прежде всего потому, что в этот период палеозоя происходили значительные изменения климатических условий, способствовавшие не только обмелению океана, но и опреснению воды. Поэтому предки высших растений

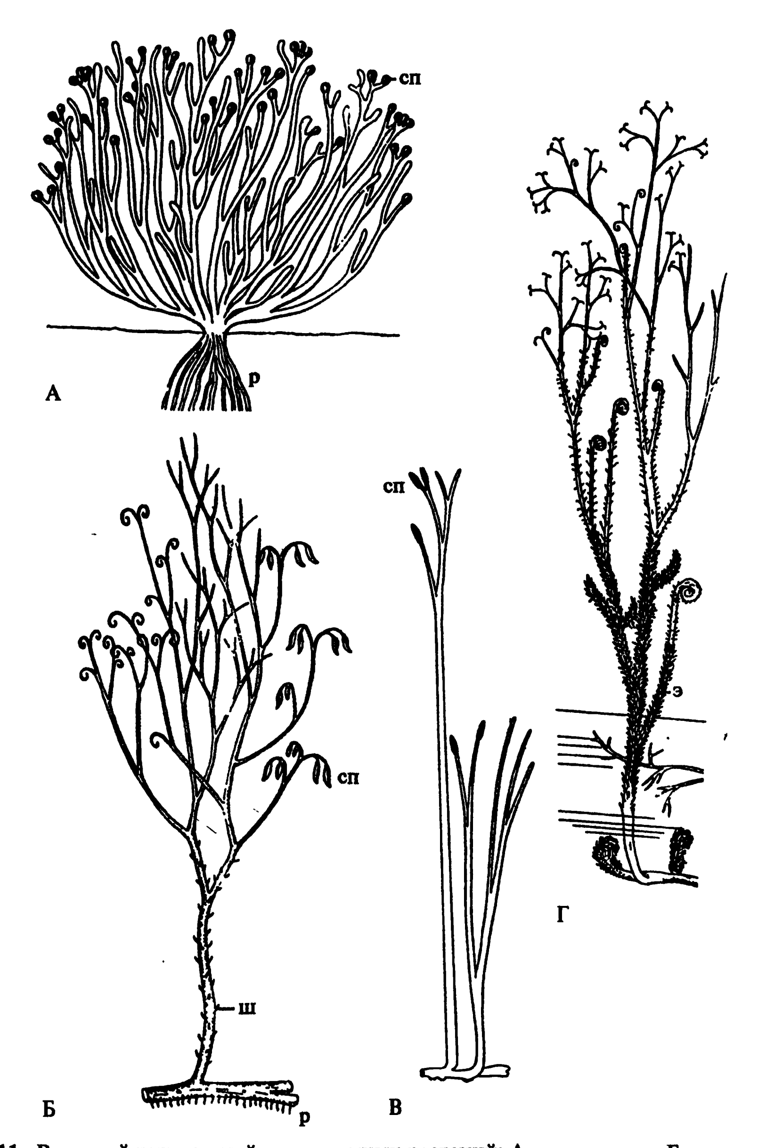


Рис. 11. Внешний вид древнейших наземных растений: А — куксония; Б — голорос; В — риния; Г — астероксилон.
Обозначения: р — ризоиды, сп — спорангии, ш — шиповидные выросты, э — энации

должны были приспособиться к жизни сначала в солоноватой, затем в пресной воде, в эстуариях, на мелководьях или на влажных берегах водоемов.

В это время происходило уменьшение интенсивности влияния ультрафиолетового излучения и повышение содержания в воздухе кислорода. Ультрафиолетовая радиация, способствовавшая формированию биологических макромолекул на начальных этапах развития жизни на Земле, в то же время выступала и в качестве фактора, ограничивающего эволюцию при отсутствии в атмосфере достаточного количества кислорода, которое необходимо для деления ядра и клетки.

900 млн лет назад, в протерозойскую эру концентрация кислорода в атмосфере составляла лишь 0,001 от современного уровня, в кембрии — 0,01, а в силуре — 0,1. Увеличение содержания кислорода коррелировало с образованием озонового слоя, задерживающего часть ультрафиолетовых лучей.

Появление наземных растений по времени совпадает с развитием метаболизма фенольных соединений, в том числе дубильных веществ, флавоноидов, антоцианов и др. Они регулируют ростовые процессы, участвуют в осуществлении защитных реакций, в том числе от мутагенных факторов, в роли которых выступают ультрафиолетовое излучение, ионизирующая радиация, некоторые химические вещества.

Глава 3

Морфолого-анатомическая дифференциация высших растений в связи с выходом на сушу

1. Усложнение внешнего строения растений

Водоросли — исконные обитатели морей, широко распространенные и в пресных водах. Высшие растения — это растения наземные, освоившие сушу, а также пресные и солоноватые водоемы. Лишь крайне немногочисленные представители высших растений адаптировались к жизни в морской воде.

Выход растений на сушу сопровождался выработкой системы приспособлений к новым условиям жизни, которые существенно изменили их внешний вид.

О возможном облике первых наземных растений судят по нескольким находкам, имевшим огромное значение для изучения структурной эволюции высших растений.

В 1859 г. Дж. Досон обнаружил в девонских отложениях Канады окаменевшие остатки растения, которое было названо «голоросом первичным» — *Psilophyton princeps*. Растение представляло собой систему вильчато разветвленных осей, покрытых небольшими шипиками (рис. 11 Б). На концах дуговидно изогнутых поникающих веточек располагались спорангии. Необычный внешний вид голороса не позволял отнести его ни к одному из известных в то время таксонов растений, и долгое время он оставался загадкой природы.

В 1912 г. в раннедевонских отложениях Шотландии была обнаружена риния (*Rhynia*), отличающаяся от голороса отсутствием на осях каких бы то ни было выростов и вертикально ориентированными конечными спорангиями (рис. 11 В). Мы уже упоминали о самой древней палеонтологической находке — куксонии.

Эти и другие подобные им древнейшие растения раньше объединяли в один таксон под названием псилофитов (*Psilophyta*). Однако обнаруженные растения скорее всего были представителями уже достаточно далеко разошедшихся в процессе быстрой эволюции групп. Это не очень существенно. Важно, что изучение остатков всех найденных древнейших наземных растений

имело огромное значение для уточнения исходной модели строения высших растений и разработки представлений об их морфологической эволюции.

Не случайно в конце XIX и начале XX века были сделаны попытки создания гипотетических моделей предков высших растений. Наибольшее внимание исследователей привлекла *теломная теория* строения древнейших растений, в разработке которой главная роль принадлежит В. Циммерману (30–40-е гг. XX века).

Согласно теломной теории, предки высших растений имели осевую организацию. Наличие спорангиев у голороса, ринии, куксонии и других растений, существовавших в силуре и девоне, доказывает, что они представляли собой спорофиты, главное назначение которых — образование спор. Для рассеивания спор необходимо, чтобы спорангии были подняты над субстратом. Следовательно, развитие спорофита должно было сопровождаться увеличением его размеров. Это требовало необходимого количества продуктов питания, поглощаемых поверхностью растения из почвы, которой было явно недостаточно, так как ее образование связано с разложением растительных остатков. Увеличение поверхности, происходившее по мере медленного роста спорофита, достигалось его расчленением, простейшим способом которого было вильчатое ветвление осевых органов. Их конечные веточки были названы теломами (от греч. telos — конец), а соединяющие их части — мезомами (от греч. mesos — средний). *Теломы* были двух типов: *фертильные*, со спорангиями на верхушке, и *стерильные*, осуществлявшие функцию фотосинтеза.

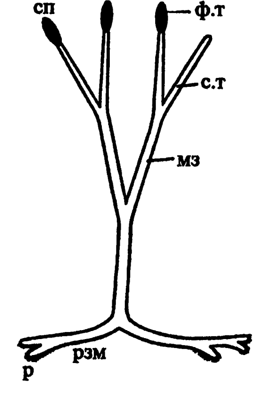


Рис. 12. Схема строения гипотетического спорофита высшего растения.
Обозначения: мз — мезом, р — ризоиды, рзм — ризомоид, сп — спорангий, с.т — стерильный телом, ф.т — фертильный телом

Подземная часть растения также вильчато ветвилась. На поверхности конечных веточек развивались многочисленные ризоиды. Эти веточки впоследствии были названы *ризомоидами* (Тахтаджян, 1954). Таким образом, согласно теломной теории, основными органами древнейших наземных растений были теломы, ризомоиды и соединяющие их мезомы (рис. 12).

Изучение палеоботанического материала, преимущественно папоротниковидных, позволило Г. Потонье (1912) прийти к выводу, что вильчатое, или дихотомическое ветвление было исходным для других типов ветвления (рис. 13).

При *дихотомическом ветвлении* расщепляется (раздваивается) зона роста, находящаяся на верхушке каждой оси. Поэтому дихотомическое ветвление называют также *верхушечным*. Исходной для эволюции этого ветвления была равная дихотомия — *изотомия* (рис. 13 А), при которой обе веточки росли с одинаковой скоростью, а затем их верхушки снова раздваивались. Если одна из веточек опережала в развитии другую, возникала неравная дихотомия —

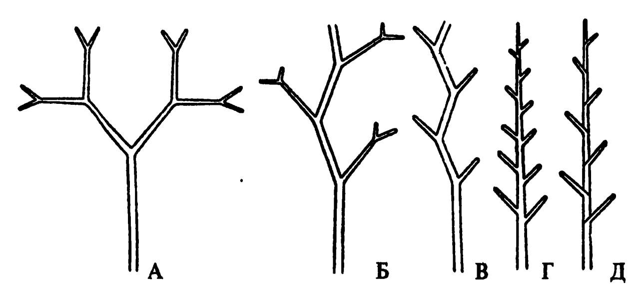


Рис. 13. Схема эволюции ветвления спорофитов высших растений: А — равная дихотомия (изотомия); Б — неравная дихотомия (анизотомия); В — дихоподий; Г — моноподий; Д — симподий

анизотомия (рис. 13 Б). Резкое отставание развития одной из веточек приводило к *дихоподиальному* ветвлению (рис. 13 В), при этом формировалась зигзагообразно изогнутая главная ось растения.

Из дихотомического ветвления развились 2 типа боковых ветвлений.

Выпрямление главной оси (оси первого порядка) дихоподия и приобретение ею способности к неограниченному верхушечному росту привело к *моноподиальному ветвлению* (рис. 13 Г). В этом случае боковые веточки, или оси второго порядка, закладывались непосредственно под верхушкой главной оси и значительно уступали ей в развитии. На осях второго порядка таким же путем закладывались зачатки осей третьего порядка и т. д.

У древнейших растений выявлен и второй тип бокового ветвления — *симподиальный* (рис. 13 Д). В этом случае рост главной оси со временем прекращался, а находившаяся близ ее верхушки боковая веточка II-го порядка ветвления, выпрямившись, смещала конец главной оси в сторону, а сама начинала расти в том направлении, в котором раньше росла главная ось. Затем ее рост также прекращался, а ее отодвинутую в сторону верхушку замещала новая боковая веточка III-го порядка ветвления и т. д. В результате возникала прямая или коленчато изогнутая ось, представлявшая собой систему нарастающих одна на другую осей разных порядков ветвления.

Ветвление было не единственным способом увеличения поверхности спорофита.

Теломы были цилиндрическими и имели косо-вертикальную ориентацию. К солнечным лучам была обращена только небольшая часть их поверхности. Увеличение размеров воспринимающей свет поверхности достигалось образованием уплощенных органов — листьев, ориентированных более или менее горизонтально. Осевые органы, несущие листья, превратились в стебли. Так возникли листостебельные растения. По внешнему виду они сильно различаются. Одни из них, называемые *микрофилльными* (от греч. mikros — малый и phyllon — лист), имеют многочисленные мелкие

листья, другие, называемые ***макрофилльными*** (от греч. mákros — большой) характеризуются крупными листьями, нередко весьма сложного строения.

Согласно теломной теории, образование листьев в макрофилльной линии эволюции растений определили несколько взаимосвязанных процессов (рис. 14 Б).

1) агрегация, или скучивание, теломов, происходящее в результате укорочения, а иногда и редукции мезомов;
2) «перевершинивание», обусловленное неравномерным развитием стерильных теломов, при этом один из них, с неограниченным ростом в длину, становился стеблем, а другой телом той же дихотомии, сильно отстававший в росте, сдвигался в сторону и превращался в боковой орган;
3) срастание теломов;
4) их уплощение;
5) редукция некоторых теломов или их частей.

Все эти процессы осуществлялись одновременно и сопровождались изменением плоскостей ветвления, которое из всестороннего становилось двусторонним, а затем и односторонним. Скучивание теломов, ветвление их в одной плоскости, срастание краями и редукция вплоть до исчезновения находящихся на некоторых теломах спорангиев в итоге привели к образованию пластинчатого органа — листа, принявшего на себя функции фотосинтеза. Классическим примером листьев такого происхождения служат листья папоротников, обладающие продолжительным верхушечным ростом.

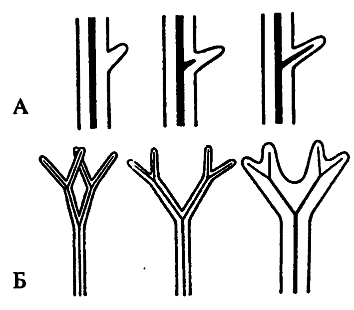


Рис. 14. Схема, иллюстрирующая происхождение энациев (ряд А) и типичных листьев (ряд Б)

Возникновение листьев сильно увеличивало поверхность растений, что активизировало процессы ассимиляции, газообмена и транспирации (испарения). Такие растения могли развиваться лишь при высокой влажности среды. В процессе эволюции размеры листьев уменьшались вследствие ослабления их роста, у них появлялись приспособления, ограничивающие транспирацию. Все это расширяло адаптационные возможности растений. Из современных растений макрофиллия свойственна не только папоротникам, но и семенным растениям.

У микрофилльных растений, по мнению большинства ботаников, листья образовались из поверхностных выростов (*энациев*) осевых органов (рис. 14 А; 15 В). В пользу этой точки зрения, разработанной О. Линье и Ф. Боуэром, свидетельствует наличие шипиков на поверхности мезомов голороса, а также шиловидных мелких образований у девонского астероксилона (рис. 11 Г).

В. Циммерман объясняет происхождение микрофиллии иначе. Он считает предками всех растений — и микрофилльных, и макрофилльных —

4 Зак. 53

дихотомически разветвленные растения. Вследствие «перевершинивания» у них появилась главная ось с боковыми веточками, разница между которыми с течением времени возрастала и в конце концов привела к образованию растений с толстыми главными осями, со всех сторон от которых отходили тонкие короткие дихотомически разветвленные боковые веточки. Основания их прирастали к главной оси, а оставшиеся свободные окончания превратились в мелкие листья (рис. 15 А).

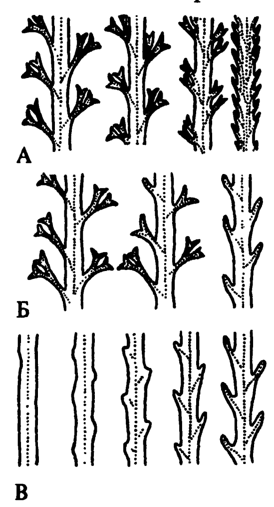


Рис. 15. Возможные пути образования листьев: А — срастанием теломов и укорочением их оснований; Б — редукцией части теломов; В — образованием поверхностных выростов (энациев)

Образование листьев у микрофилльных растений теломная теория объясняет и по-другому, считая, что нижние части коротких веточек не срастались с главной осью, а постепенно укорачиваясь, редуцировались, пока не исчезли совсем. Остались только их конечные ответвления, превратившиеся в микрофиллы (рис. 15 Б). Таким же путем, возможно, образовались и листья хвощевидных.

В процессе эволюции растений листья стали возникать на верхушке стебля, где у первенцев наземной флоры происходило нарастание осевых органов. Вырабатывались и приспособления для защиты этой зоны от воздействия неблагоприятных внешних факторов, появлявшихся в связи с изменением климатических условий. Некоторые листья, находящиеся под зоной нарастания стебля, стали выполнять функцию защиты не только этой зоны, но и образованных ею более молодых зачатков листьев. Это обусловило появление *почек*. Так сформировался *побег*: стебель, несущий листья и почки.

Дифференциация надземных органов, приведшая к формированию побегов, в эволюции большинства высших растений сопровождалась и образованием корней как органов укрепления растения в почве и поглощения из нее воды с растворенными минеральными веществами. По представлениям А. Л. Тахтаджяна, прототипом корней были ризомоиды, прототипом корневых волосков — ризоиды (рис. 12).

2. Внутренняя дифференциация тела высшего растения

Наземным растениям, в отличие от водных, прежде всего необходима защита от высыхания, выработка приспособлений, регулирующих расходование воды. Защита от высыхания была достигнута дифференциацией самого

наружного слоя клеток надземных органов в кожицу, или *эпидерму*. Клетки эпидермы плотно сомкнуты, их наружные стенки утолщены и покрыты прозрачной пленкой — *кутикулой*, состоящей из жироподобных веществ, плохо проницаемых для воды. Наличие кутикулы значительно сократило потери воды, но затруднило газообмен.

Решению этой проблемы способствовала дифференциация клеток эпидермы на 2 типа: собственно покровные и парные клетки, разделенные межклетником, сообщающимся с внутренней системой межклетников растения. Эти клетки с межклетником образовали устьица, осуществляющие газообмен и играющие важную роль в регуляции расходования воды.

У древнейших растений поглощение почвенной воды с растворенными в ней минеральными веществами происходило с помощью ризоидов, отходящих от ризомоидов. У хорнеофитона в ризомоидах обнаружен симбиоз с грибом, значительно усиливший поглощающую способность подземных органов. Вместе с этим улучшалось и минеральное питание растений. У корнепобеговых растений функцию поглощения воды выполняют корневые волоски. Симбиоз корней с гифами гриба, приведший к образованию разных типов микоризы, распространен в природе очень широко.

Увеличение размеров растений, главным образом их спорофитов, требовало создания путей транспорта воды от ризоидов или корневых волосков к местам ее использования, в частности, на процесс фотосинтеза, происходящий в листьях. Осуществление этого восходящего тока стала выполнять проводящая ткань — *ксилема*, а нисходящего, по которому перемещаются растворы продуктов фотосинтеза, — *флоэма*.

В воде содержание кислорода обычно не превышает 0,5–0,8 %, в воздухе оно составляет около 20 %. Естественно, у наземных растений должно было активизироваться дыхание — один из важнейших процессов жизнедеятельности, в котором увязываются в единое целое разные звенья обмена веществ.

Водная и наземная среды различаются не только количеством световой энергии, но и спектральным составом света. Кроме того, известно, что в воде на глубине 20 м освещенность уменьшается почти в 20 раз. Зеленые растения, прежде всего наземные, используют и яркий солнечный свет, богатый длинноволновыми красными лучами, и более слабый, рассеянный свет, в котором преобладают сине-фиолетовые лучи.

Растение улавливает солнечные лучи своей поверхностью, поэтому наибольшей способностью к фотосинтезу должны обладать клетки, находящиеся под прозрачной кожицей. Совокупность этих клеток, в которых сосредоточены многочисленные хлоропласты, составляет ассимилирующую ткань — *хлоренхиму*. У побеговых растений она слагает большую часть листа.

Плотность воды во много раз больше плотности воздуха, поэтому водным растениям не нужны специальные приспособления для сохранения их положения в пространстве. Небольшие наземные растения, растущие во влажных условиях, могут сохранять ориентацию благодаря тургору, так как

их клетки насыщены водой. При увеличении размеров растений, а также их расселении в места с недостаточным увлажнением, одного тургора мало, что и обусловило появление специальных опорных, или *механических* тканей.

Жизнь каждого организма возможна благодаря постоянному контакту и обмену веществами с окружающей средой. Обмен веществ предполагает осуществление двух противоположных процессов — ассимиляции и диссимиляции. Первый состоит в синтезе сложных органических соединений, непосредственно используемых на построение тела растения и откладываемых в запас, второй — в расщеплении веществ и образовании продуктов, подлежащих удалению. Оба эти процесса происходят в любой живой клетке, но в эволюции растений вследствие их внутренней дифференциации возникли ткани, одни из которых специализировались на выполнении функции запасания питательных веществ, другие — на выделении продуктов клеточного метаболизма. У ряда растений *выделительная* ткань участвует в химической защите растений от патогенных организмов, предохраняет их от поедания животными благодаря ядовитым свойствам некоторых содержащихся в ее клетках веществ.

Специализированные ткани составили материальную базу для осуществления жизненных процессов, происходящих в растении. Однако специализация клеток, приводящая к наиболее эффективному выполнению ими той или иной функции, приводит, как правило, к потере их способности к делению, без которого невозможен рост и увеличение размеров растения. Не случайно поэтому в любом растении, как бы сложно оно не было устроено, всегда имеются зоны, состоящие из недифференцированных клеток, функция которых — образование себе подобных. Совокупности таких клеток называют образовательными тканями, или *меристемами* (от греч. meristos — делимый).

Тканевое строение представляет собой одну из важнейших особенностей высших растений. Однако появление тканей вряд ли можно считать только следствием наземного образа жизни. Образование нескольких типов тканей характерно и для некоторых красных и бурых водорослей.

Тот факт, что ткани водорослей по строению отличаются от тканей высших растений, свидетельствует о том, что внутренняя дифференциация тела происходила независимо в разных направлениях эволюции растений и была связана как с усложнением их морфологической организации, так и с теми условиями, в которых произрастали растения. Условия жизни в наземной среде обитания более разнообразны, чем в водной, поэтому морфолого-анатомическая дифференциация тела высшего растения происходила сложнее, чем у водорослей, и привела к образованию качественно новых тканей и органов.

Глава 4

Ткани высших растений

1. Классификация тканей

Основы учения о тканях были заложены еще в XVII веке, когда было установлено клеточное строение растений. Это открытие было сделано в 1665 г. англичанином Р. Гуком. Изучая под микроскопом срез бутылочной пробки, он обнаружил в нем систему замкнутых пузырьков, или ячеек. Впоследствии их стали называть клетками, хотя на самом деле эти ячейки представляли собой только оболочки клеток.

Изучение клеточного строения разных органов растений, проведенное М. Мальпиги (1628–1694) и Н. Грю (1641–1712), позволило им прийти к выводу о единообразии строения растений. Полагая, что растительная масса состоит из отдельных сложно переплетенных элементов и по структуре напоминает текстильные ткани, Н. Грю предложил термин «ткань» и обосновал положение, что все органы растений имеют всегда определенное, типичное для них строение.

В 1807 г. Г. Ф. Линк (1767–1851) ввел понятие о паренхиматических и прозенхиматических клетках. Первую группу составляют клетки шаровидные, полиэдрические (изодиаметрические) или слегка призматические, вторую — более или менее длинные, с заостренными концами. Ткани, состоящие из этих клеток, стали называть соответственно *паренхимой* и *прозенхимой*.

Ботаники второй половины XIX века А. де Бари (1831–1888) и Ф. ван Тигем (1839–1914) называли тканью совокупность клеток одинакового строения, независимо от того, разбросаны они в теле растения или составляют компактные группы.

Классифицируя ткани, Ф. ван Тигем обращал внимание на наличие в клетках живого содержимого. По этому признаку он разделил ткани на живые и мертвые. К последним он отнес ткани, выполняющие в растении опорную роль и участвующие в проведении веществ. Условность такого разделения тканей очевидна: мертвые ткани на ранних стадиях развития состоят из живых клеток, а клетки живых тканей со временем могут терять содержимое и переходить в разряд мертвых.

Ю. Сакс (1832–1897) различал в растениях *покровную*, *пучковую* и *основную ткани*. Этой классификацией пользуются и в настоящее время. Неудобство ее состоит в том, что в одну ткань часто попадают клетки, разные

не только по строению, но и по выполняемым функциям. Так, пучковую ткань составляют клетки, проводящие воду и растворы органических веществ, а также клетки с толстыми одревесневшими оболочками, играющие механическую роль. Еще большее число функционально разных клеток объединяет основная ткань. Нередко к тому же участки этой ткани могут быть разрозненными, часто они находятся в разных частях растения и топографически не составляют непрерывную систему.

Все это усложняет определение термина «ткань» и создает трудности в отношении классификации тканей.

Пожалуй, наиболее удачное определение тканей, которым пользуются и в настоящее время, предложено в конце XIX века Ф. Габерландтом (1826–1878). Ткань — это устойчивый комплекс клеток, обладающих одним или несколькими сходными признаками: физиологическими, морфологическими, топографическими и общностью происхождения. Каждый из этих признаков может быть использован для классификации тканей, но, учитывая, что только согласованное функционирование разных тканей может обеспечить осуществление всех присущих любому организму жизненных процессов, наиболее целесообразна группировка тканей по анатомо-физиологическому принципу.

Ткани и локальные структуры, выполняющие одинаковые функции, Ф. Габерландт объединил в 9 систем:

1) покровную (эпидерма, пробка, экзодерма);
2) механическую (колленхима, склеренхима, волокна либриформа, лубяные волокна, склереиды);
3) абсорбционную (ризоиды, эпиблема, или ризодерма, гиалиновые клетки, веламен);
4) ассимилирующую (хлоренхима);
5) проводящую (ксилема, или древесина; флоэма, или луб);
6) запасающую (эндосперм; перисперм; запасающая паренхима вегетативных органов; водозапасающие волоски);
7) проветривающую (вентиляционную) (аэренхима, межклетники, устьица, чечевички);
8) секреторную и выделительную (железистые волоски, внутренние железки, слизевые и смоляные ходы и клетки, масляные клетки, гидатоды, млечники);
9) образовательную (меристема зародыша, конуса нарастания побега, кончика корня, прокамбий, камбий, феллоген, раневая меристема).

Строение тканей и их расположение в теле растения подчинено принципу максимальной физиологической активности. Наряду с главной, ткань может выполнять одну или несколько дополнительных функций. Это определяет морфологическую дифференциацию составляющих ее клеток.

Так, эпидерма, или кожица, не только защищает внутренние ткани от неблагоприятных факторов внешней среды, но участвует также в газообмене и транспирации, у многих растений она выполняет секреторную и выделительные функции благодаря железистым волоскам и накоплению в обычных клетках некоторых балластных продуктов метаболизма растений. Ксилема, или древесина, осуществляет восходящий ток воды с растворенными в ней минеральными веществами, обеспечивает механическую прочность растения, у многолетних растений некоторые ее клетки служат вместилищами запасных веществ. Этой полифункциональностью объясняется неоднородность ее строения. То же можно сказать о флоэме, или лубе. Такие ткани называют *сложными* в отличие от *простых*, состоящих из одинаковых по строению и функциям клеток. Простые ткани — это, например, колленхима, веламен, эндосперм.

Нередко внутри какой-либо одной специализированной ткани встречаются структуры, принадлежащие другой системе тканей. Так, в листьях некоторых растений между клетками ассимилирующей ткани могут развиваться склереиды — клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками, принадлежащие к механической системе растений. Нередко в листьях встречаются вместилища эфирных масел, составляющие секреторную систему. Такие структуры, которые по строению и функциям отличаются от окружающей их ткани, называют *идиобластами*.

Наряду с анатомо-физиологической существует и онтогенетическая классификация тканей, основанная на их происхождении. По этой классификации ткани делят на первичные и вторичные.

Первичные ткани представляют собой непосредственные производные меристемы, находящейся на верхушке побега и в кончике корня (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимилирующая ткань, эпиблема), а также специализированной меристемы — прокамбия (первичная ксилема, первичная флоэма). Ко *вторичным* относят ткани, возникающие при утолщении стебля и корня. Это производные камбия (вторичная ксилема, вторичная флоэма), феллогена (пробка, феллодерма, чечевички), разные типы идиобластов. Вторичные ткани свойственны не всем растениям. Их нет у мхов, современных хвощей, плаунов, папоротников (за очень редким исключением), а из покрытосеменных — у большинства однодольных. Мощное развитие вторичных тканей, главным образом, древесины и луба, характерно для древесных растений.

2. Образовательные ткани — меристемы

Каждая клетка в своем развитии проходит 3 стадии: эмбриональную, стадию роста, или растяжения, и стадию дифференциации, под которой понимают совокупность изменений клеточных структур, приводящих к приобретению клеткой определенной функции, — ее специализации.

Клетки растений обладают тотипотентностью, или генетической идентичностью, так как все они являются производными зиготы, если принадлежат спорофиту, либо споры, если они составляют гаметофит. Несмотря на генетическую однородность, каждая клетка имеет специфические особенности развития в связи с тем, что гены по-разному реализуются под воздействием биохимических, в том числе гормональных и других факторов, ограничивающих развитие клетки в соответствии с ее положением в теле растения.

Рост, дифференциация и специализация составляют основу *морфогенеза* растений. Однако специализация, определяющая функциональную активность клетки, как мы уже говорили, обычно сопровождается утратой ее способности к делению. Одним из факторов, препятствующих делению, служит твердая оболочка клеток. У животных клетки специализированных тканей, ограниченные эластичной плазматической мембраной, многократно делятся, осуществляя так называемый диффузный рост (не делятся только клетки нервной ткани). У растений *диффузный* рост распространен мало. Он происходит, например, при развитии листовой пластинки. Процессы роста сосредоточены в определенных зонах тела растения, где находятся меристемы, состоящие из очень тонкостенных клеток, долго сохраняющих способность к делению. Меристемы конуса нарастания побега и кончика корня осуществляют верхушечный, или *апикальный*, рост, то есть надстройку новых частей растения над более старыми по времени образования, клетки которых уже приступили к дифференциации или закончили ее.

Клетка меристемы характеризуется следующими особенностями (рис. 3). Она имеет крупное ядро, занимающее около половины ее объема, в ядерной оболочке много пор, ее наружная мембрана участвует в образовании эндоплазматической сети. В гиалоплазме много диффузно расположенных рибосом. Клетка имеет пропластиды с немногочисленными тилакоидами стромы, митохондрии и диктиосомы. Вакуоли мелкие и их немного. Плазмалемма хорошо выражена. Соседние клетки соединены плазмодесмами. В клетках корневой меристемы лука их 6–7 на 1 мкм^2, у мужского папоротника — 10–20. Плазмодесмы расположены более или менее диффузно. Такое строение свойственно клеткам *эвмеристемы* (от греч. eú — хорошо, полностью), состоящей из изодиаметрических, в очертании многоугольных клеток. Эвмеристема участвует в образовании практически всех тканей растения за исключением проводящих.

Меристемы, образующие проводящие ткани, — *прокамбий* и *камбий* — состоят из клеток прозенхимной формы. В поперечном сечении клетки прокамбия многоугольные, клетки камбия — более или менее прямоугольные, иногда почти квадратные. И те, и другие имеют крупные вакуоли.

В связи с тем, что существенных цитологических различий между меристемами и образованными ими постоянными тканями нет, возможно новообразование меристем в теле растения. Оно происходит вследствие процесса дедифференциации живых клеток постоянных тканей, возвращающей их

в состояние, близкое к эмбриональному. Эти клетки снова приобретают способность к делению. Так возникают *раневые* меристемы, с помощью которых восстанавливается строение поврежденных участков тела растения. На возможности новообразования меристем основано вегетативное размножение растений.

Клеткам меристем свойственно дифференцированное, или неравное деление. Клетка делится митотически на 2: одна из них остается истинной клеткой меристемы, а другая, поделившись один или несколько раз, образует клетки, вскоре приступающие к дифференциации. Неравное деление объясняет непрерывность существования меристем в растении, так как в любое время в определенных его зонах имеются клетки, способные к делению, хотя продолжительность жизни каждой из них ограничена. В этих зонах происходит постоянное взаимозамещение клеток и самовосстановление меристемы.

Не все клетки меристемы обладают одинаковой митотической активностью. В связи с этим в ней выделяют *инициальные* клетки и их производные, от которых инициальные клетки могут отличаться формой, более крупными размерами, степенью вакуолизации.

Увеличение общего объема меристемы может быть следствием активных делений либо только инициальных клеток, либо — преимущественно их производных. Эти возможности демонстрирует рис. 16. В первом случае все клетки одного вертикального ряда возникают в результате деления в горизонтальной плоскости единственной куполообразной верхушечной инициальной клетки (так нарастают, например, талломы некоторых бурых водорослей, побеги некоторых листостебельных мхов). Во втором случае инициальная клетка, отделив от себя новую клетку, на некоторое время прекращает деление. В этом случае — объем меристемы увеличивается благодаря делению ее производных. Затем инициальная клетка снова делится, отчленяя вторую клетку, которая ведет себя так же, как и первая. Такая

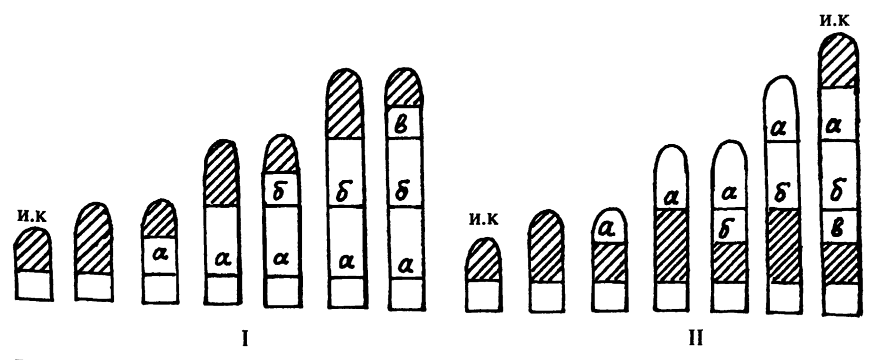


Рис. 16. Возможные типы увеличения числа клеток меристемы: I — делением только инициальной клетки; II — периодическим делением инициальной клетки и делением ее производных

периодичность деления инициальной клетки свойственна меристемам конусов нарастания большинства высших споровых растений. У семенных растений инициальные клетки морфологически обычно не отличимы от их производных.

Функциональная и структурная неоднородность меристем позволяет использовать для их классификации разные признаки.

Морфологическая классификация основана на ориентации перегородок в делящихся клетках. С этим связаны и очертания клеток, и особенности их топографии. Выделяют следующие типы меристем.

1. *Пластинчатые* меристемы, состоящие из одного слоя клеток, деление которых происходит перпендикулярно поверхности органа (антиклинально). На поперечных срезах клетки обычно имеют таблитчатые очертания. Эта меристема участвует в образовании эпидермы.

2. *Колончатые*, или *стержневые*, меристемы, кубические или призматические клетки которых делятся в плоскости, перпендикулярной продольной оси органа. Клетки располагаются продольными рядами. Такая меристема образует у некоторых растений сердцевину стебля.

3. *Массивные* меристемы, клетки которых делятся в разных направлениях, осуществляя более или менее равномерное увеличение объема этой ткани. Очертания клеток обычно многоугольные. Из массивных меристем развивается, например, заполняющая спорангий спорогенная ткань.

Локализация в теле растения любой ткани, в том числе меристемы, подчинена принципу рационализации, способствующему наиболее эффективному функционированию тканей. Функциональные различия между меристемами определяют и их топографические особенности.

Из меристемы, точнее, из эвмеристемы, состоит развивающийся зародыш любого растения. По мере морфологической дифференциации зародыша, когда у него образуются зачатки вегетативных органов, эвмеристема сохраняется только в двух участках: на верхушке зачаточного побега, в его будущем конусе нарастания, и на кончике корня. Эти меристемы, осуществляющие рост побегов и корней в длину, называют ***верхушечными***, или ***апикальными*** (от лат. apex — вершина).

Их непосредственные производные дифференцируются в специализированные меристемы — ***протодерму***, ***основную меристему*** и ***прокамбий***. Их клетки в отличие от клеток эвмеристемы более вакуолизированы, способность к делению у них ограничена. Эти меристемы часто называют ***полумеристемами***, а также детерминированными меристемами, так как из них развиваются определенные ткани: из протодермы — эпидерма, из основной меристемы — механические ткани и все типы функционально разной паренхимы, из прокамбия — проводящие ткани. Топографически и онтогенетически с апикальной меристемой побега связано образование краевой (маргинальной) меристемы, из которой развивается пластинка листа. По мере развития она дифференцируется на те же 3 специализированные меристемы.

Наряду с апикальными меристемами многие растения имеют и *боковые*, или *латеральные* меристемы, расположенные внутри осевых органов. Они осуществляют их утолщение, наиболее сильное — у древесных форм. К латеральным меристемам относят камбий и пробковый камбий, или феллоген.

Камбий вместе с прокамбием составляет *васкулярные* меристемы растения (от лат. vascularis — сосудистый), участвующие в образовании проводящих тканей. Онтогенетическая связь между этими меристемами определяется тем, что в типичных случаях клетки камбия вычленяются из клеток прокамбия при их делении периклинальными перегородками. Однако характер образования ими проводящих тканей различен: клетки прокамбия непосредственно дифференцируются в клетки первичных проводящих тканей; клетки камбия делятся перегородками, параллельными поверхности органа (периклинально), их производные дифференцируются в клетки вторичных проводящих тканей: из клеток, отложенных камбием наружу, развиваются клетки флоэмы, а из клеток, отложенных внутрь, — клетки ксилемы. Нередко камбий возникает не из прокамбия, а из постоянных тканей, живые клетки которых в этих случаях дедифференцируются. Такой камбий называют *добавочным*. По строению и характеру деятельности он не отличается от камбия, происхождение которого связано с прокамбием. В образовании *феллогена*, или пробкового камбия, также участвуют постоянные ткани. Делясь периклинально, клетки феллогена отделяют наружу будущие клетки пробки, или феллемы, а внутрь — клетки феллодермы.

Согласно генетической классификации, меристемы делят на первичные, так или иначе связанные с меристемами зародыша и апикальными меристемами, и вторичные, развивающиеся позднее, когда верхушечный рост осевых органов закончен и начинается их утолщение. Это разделение условно. Камбий, например, закладывается еще до окончания верхушечного роста, а иногда и задолго до его начала, так как имеются сведения о заложении камбия в осевых частях зимующих почек.

В табл. 2 меристемы разделены на 2 большие группы: общие и специальные. Специальные меристемы участвуют в образовании и первичных, и вторичных постоянных тканей, последние — производные камбия, независимо от его происхождения, и феллогена. При этом эпитеты «первичный» и «вторичный» несут в себе единственную информацию — последовательность образования постоянных тканей в процессе развития органов растения.

Принято выделять как особый тип *интеркалярные меристемы*, осуществляющие вставочный рост. Так удлиняются междоузлия на ранних стадиях развития побега, развиваются черешки листьев. Их принципиальное отличие от всех других меристем состоит в том, что наряду с недифференцированными клетками они имеют и клетки, находящиеся на разных стадиях дифференциации. Поэтому более целесообразно говорить не об интеркалярных меристемах, а о зонах интеркалярного, или вставочного роста.

Таблица 2

Меристемы и их производные



Рассмотренные в этом разделе общие закономерности строения и деятельности меристем не исключают наличие у них ряда частных особенностей, присущих не только разным органам, но и разным в систематическом отношении группам растений.

3. Цитологические основы роста и дифференциации клеток — производных меристем

Клетки, образованные меристемами, после периода роста, или растяжения, приступают к дифференциации, в результате которой они специализируются в выполнении определенных функций и становятся элементами тех или иных постоянных тканей.

Рост, приводящий к увеличению размеров клетки, сопровождается активизацией синтеза веществ, из которых состоят компоненты цитоплазмы. Растущая клетка сильно вакуолизируется. Нередко в ней возникает крупная центральная вакуоль, оттесняющая цитоплазму к оболочке. Накапливая осмотически активные вещества (сахара, минеральные вещества, органические кислоты и т. п.), вакуоль поглощает большое количество воды. С высокой обводненностью клетки связано увеличение тургорного давления, способствующего растяжению оболочки. Регуляция этого процесса осуществляется гормонами, прежде всего индолил-3-уксусной кислотой (ИУК), поступающей в зону растяжения клеток из верхушек побегов или кончиков корней, где она образуется.

Растяжимость клеточных оболочек в большой степени определяется особенностями их химического состава и субмикроскопической структуры. Так как в процессах роста и последующей дифференциации клетки оболочка играет важную роль, на ее строении следует остановиться подробнее.

Оболочку часто называют клеточной стенкой. Однако эти понятия следует разграничивать. Стенка — лишь часть оболочки, имеющая определенную ориентацию. Стенки могут быть поперечными, продольными, антиклинальными, периклинальными и т. п. в зависимости от очертаний клеток на изучаемых срезах. Таким образом, оболочка представляет собой совокупность всех стенок клетки.

Цитокинез, следующий за делением ядра, приводит к образованию двух клеток, разделенных пектиновой *межклеточной* пластинкой с узкими сквозными канальцами, по которым проходят цитоплазматические тяжи — плазмодесмы, связывающие протопласты клеток.

По мере формирования межклеточной пластинки на нее со стороны каждой клетки накладывается тонкая *первичная* оболочка, и смежные стенки клеток становятся трехслойными. Их называют *срединными* пластинками, но в современной литературе допустимо называть срединной пластинкой и одну межклеточную пектиновую пластинку. Первичная оболочка не закрывает плазмодесменные канальцы. Участки оболочки с группами этих

канальцев составляют *первичное поровое поле*. Первичная оболочка состоит из пектиновых веществ и гемицеллюлозы (полуклетчатки), составляющими аморфный матрикс. В него погружены волокнистые скелетные элементы — микрофибриллы целлюлозы, представляющие собой плотные агрегаты длинных, параллельно расположенных молекул. Реактивом на целлюлозу служит раствор хлорида цинка в водном растворе йодида калия (ClZnI). Реагируя с хлоридом цинка, целлюлоза образует амилоид — соединение, промежуточное между целлюлозой и крахмалом, который синеет в присутствии йода. В зависимости от способа приготовления реактива целлюлоза принимает синий или грязно-фиолетовый цвет.

Содержание целлюлозы в первичной оболочке составляет примерно 2,5 %. Микрофибриллы соединены в рыхлую сеть, растягивающуюся при поверхностном росте клетки. Он сопровождается увеличением количества в оболочке веществ матрикса, а также новообразованием микрофибрилл целлюлозы, которые внедряются в матрикс, встраиваясь в существующую сеть. Этот процесс называют *интессусцепцией*.

Особенности поверхностного роста оболочек определяют два типа роста клеток.

Первый тип характеризуется равномерным ростом оболочки на всем ее протяжении. Такой рост называют *симпластическим*. Второй тип роста связан с внедрением клетки в пространство, образующееся вследствие расхождения соседних клеток. Такой рост называют *интрузивным* (от лат. intrusus — внедренный). Отдельные участки оболочки могут расти сильнее других. В этом случае образуются разветвленные клетки. Наиболее активен интрузивный рост у прозенхимных клеток, в которых он сосредоточен на концах. В результате такого роста длина клетки может увеличиться во много раз по сравнению с исходной.

При поверхностном росте наиболее сильное растяжение испытывают участки оболочки, свободные от плазмодесменных канальцев. Имеющиеся в оболочке первичные поровые поля раздвигаются, их число на единицу поверхности клетки сокращается.

Переход от фазы роста к фазе дифференциации происходит постепенно. Этот процесс затрагивает все компоненты протопласта и оболочку клетки, приобретающую ряд новых свойств, усиливающих функциональную активность клеток специализированных постоянных тканей.

Первичная оболочка, существующая у всех клеток на ранних стадиях их развития, сохраняется в течение всей жизни у клеток ассимилирующей ткани, а также в корневых волосках.

Клетки большинства постоянных тканей имеют наряду с первичными также *вторичные* оболочки, иногда достигающие большой толщины. Вторичная оболочка образуется наложением слоев микрофибрилл целлюлозы на внутреннюю поверхность первичной оболочки. Этот процесс называют *аппозицией*. Утолщение оболочки происходит постепенно, что проявляется

в ее слоистости. Каждый вновь образующийся слой богаче целлюлозой и беднее матриксом, чем предыдущий. Самый молодой слой вторичной оболочки, прилегающий к плазмалемме, часто называют *третичной* оболочкой. Содержание целлюлозы во вторичной оболочке составляет 90–98 %. В отличие от первичной оболочки, в которой микрофибриллы составляют рыхлую сеть, во вторичной оболочке они расположены параллельно и плотно одна к другой.

Вторичная оболочка обычно выглядит прерывистой, так как над первичными поровыми полями она не откладывается. Первичное поровое поле, окруженное вторичной оболочкой, превращается в пору. *Поры*, расположенные в смежных стенках соседних клеток, имеют вид канала, пересеченного в середине мембраной поры, называемой также замыкающей пленкой. Длина канала зависит от толщины вторичной оболочки. Такие поры называют *простыми* (рис. 17 А). При ее рассмотрении с помощью светового микроскопа мембрана выглядит сплошной, но электронно-микроскопические исследования показывают, что она представляет собой систему тончайших сквозных плазмодесменных канальцев, пересекающих первичные оболочки и разделяющую их межклеточную пластинку. Поры осуществляют симпластическую связь между клетками постоянных тканей.

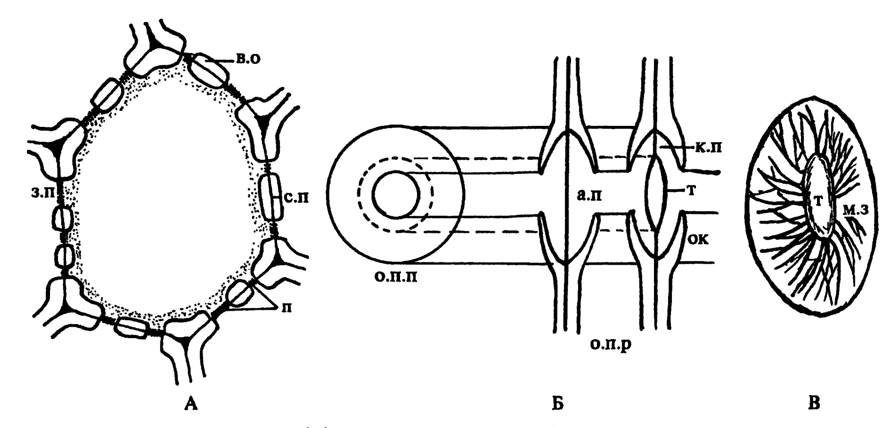


Рис. 17. Строение простой (А) и окаймленных (Б, В) пор.
Обозначения: а.п — апертура поры, в.о — вторичная оболочка, з.п — замыкающая пленка поры, пронизанная плазмодесменными канальцами, к.п — камера поры, м.з — маргинальная (краевая) зона замыкающей пленки окаймленной поры с торусом, ок — окаймление поры, о.п.п — окаймленная пора в плане, о.п.р — окаймленные поры в разрезе, п — простые поры, сп — срединная пластинка, т — торус

Поры особого типа развиваются в оболочках клеток, проводящих воду. При их формировании вторичная оболочка нависает над первичным поровым полем в виде свода, образуя окаймление (рис. 17 Б). Так как пора

одной клетки строго супротивна поре другой клетки, то общая камера двух таких *окаймленных* пор приобретает очертания двояковыпуклой линзы, пересеченной мембраной поры. Камера каждой поры открывается в полость клетки отверстием, называемым *апертурой*. Мембрана поры, которая сначала устроена так же, как в простой поре, впоследствии приобретает иное строение. Плазмодесмы разрушаются вследствие лизиса всего содержимого клетки, из поровой мембраны исчезают пектиновые вещества и гемицеллюлоза, остается только сеть микрофибрилл целлюлозы, сквозь которую осуществляется фильтрация воды (рис. 17 В). В плане окаймленная пора имеет двухконтурные очертания: внешний контур соответствует окаймлению, а внутренний — апертуре поры (рис. 17 Б). У многих хвойных растений поровая мембрана в середине утолщена, образуя *торус*.

Наряду с окаймленными порами стенки некоторых водопроводящих элементов (сосудов) имеют *перфорации* — крупные сквозные отверстия, образование которых связано с разрушением части клеточной стенки.

Дифференциация многих клеток сопровождается изменением химического состава их оболочек, приобретающих при этом специфические свойства.

Одревеснение оболочки, очень широко распространенное у высших растений, обусловлено появлением в ней *лигнина* — высокополимерного аморфного вещества фенольной природы, не растворимого в воде.

Применяемые в анатомии растений цветные реакции для выявления в оболочках лигнина основаны на взаимодействии реактивов с разными компонентами его молекулы: компонентом-М, дающим красное окрашивание после проведения реакции Меуле с перманганатом калия, и более широко распространенным компонентом-Ф, приобретающим малиново-красный цвет после последовательной обработки срезов спиртовым раствором флороглюцина и соляной кислотой.

Инкрустируя клеточную оболочку, лигнин вытесняет находящийся между микрофибриллами целлюлозы матрикс. Степень одревеснения разных частей оболочки разная. Наиболее сильно одревесневает срединная пластинка, которая содержит от 60 до 90 % всего лигнина оболочки. Сильно одревесневает также первичная оболочка, в которой целлюлозы немного. Интенсивность одревеснения вторичной оболочки уменьшается от ее наружных слоев к внутренним, по мере увеличения в них количества целлюлозы.

Лигнифицированная оболочка теряет эластичность, поэтому одревеснение начинается после окончания роста клеток. Оболочка приобретает твердость, увеличивается ее прочность на сжатие, но уменьшается прочность на изгиб. Естественно, такие особенности оболочек важны для клеток, составляющих механические ткани растений, а также для клеток, участвующих в создании восходящего тока воды с растворенными в ней веществами. Таким образом, одревеснение представляет собой один из важных факторов жизнеобеспечения растений, вызванный их переходом к наземному образу жизни.

Довольно редко в растениях происходит раздревеснение оболочек. Этот процесс может быть естественным и патологическим. Имеются сведения о раздревеснении толстостенных склереид, содержащихся, например, в незрелых плодах айвы, которые при созревании становятся мягкими. Раздревеснение может быть следствием деятельности паразитических грибов, разлагающих лигнин с помощью вырабатываемых ими ферментов. Некоторые виды трутовиков вызывают белую гниль древесины живых деревьев.

Опробковение обусловлено появлением в оболочке *суберина*, состоящего, главным образом, из насыщенных жирных кислот, в том числе из феллоновой кислоты ($C_2H_4(OH)COOH$). Суберин устойчив против сильных окислителей, но растворяется в кипящих растворах щелочей. Он откладывается в виде пластинки во вторичной оболочке, но всегда отделен от полости клетки целлюлозной третичной оболочкой. Слои суберина обычно чередуются со слоями воска.

Суберинизированные оболочки практически не проницаемы ни для жидких, ни для газообразных веществ, поэтому клетки с такими оболочками отмирают. Эти клетки приурочены к периферическим тканям стебля и корня, осуществляя защиту растения от потери воды. Опробковение оболочек характерно для клеток пробки, экзодермы. Оно бывает и у клеток, расположенных в глубине органов, например, в клетках эндодермы и клетках, содержащих отложения оксалата кальция. Нередко этот процесс происходит близ мест повреждения. Опробковевшие клетки создают преграду на пути проникновения в растение гиф паразитических грибов, бактерий и вирусов.

Кутинизация обусловлена отложением на поверхности клеток или в толще их оболочек *кутина*. В химическом отношении он сходен с суберином, но отличается от него составом жирных кислот, среди которых нет феллоновой кислоты. В отличие от суберина кутин не растворяется в концентрированных кипящих щелочах. Кутинизация свойственна, главным образом, наружным стенкам эпидермальных клеток, кутин откладывается на поверхности плодов, кутинизируются оболочки клеток семенной кожуры, клеток хлорофиллоносной ткани листьев, ограничивающих крупные межклетники или воздухоносные полости.

Предшественники кутина, синтезируемые протопластом эпидермальной клетки, проходят через наружную стенку в виде полужидкого продукта. На воздухе они окисляются, полимеризуются и затвердевают, что приводит к образованию *кутикулы*. Иногда кутин остается внутри оболочки, образуя кутинизированный слой, содержащий наряду с кутином также целлюлозу, пектиновые вещества и воск. На поверхности кутикулы обычно откладывается и эпикутикулярный воск, создающий дополнительную защиту от неблагоприятных факторов внешней среды.

Так же, как и опробковение, кутинизация способствует уменьшению транспирации, однако кутин, в отличие от суберина, склонен к некоторому

набуханию, поэтому через кутикулу растение все же теряет некоторое количество воды.

Суберин, кутин и воск представляют собой липидные компоненты клеточной оболочки, сходные в химическом отношении, поэтому специфических реакций, позволяющих выявлять каждое из этих веществ, нет. Обычно пользуются спиртовым раствором судана III или IV, от которого оболочки розовеют.

Минерализация, увеличивающая твердость оболочки, состоит в ее инкрустации химическими веществами, вытесняющими матрикс. Минеральные вещества могут откладываться также на внутренней и наружной поверхностях оболочки, а иногда и внутри нее. Чаще всего в оболочках встречаются кремнезем и соли кальция, в том числе углекислая известь и оксалаты (соли щавелевой кислоты).

Ослизнение оболочки происходит вследствие ее химического перерождения, приводящего к образованию углеводов-пентозанов $((C_5H_8O_4)_n)$, гексозанов $((C_6H_{10}O_5)_n)$ и их производных. Эти вещества не растворимы в спирте, эфире, сероуглероде. В воде они сильно набухают. Так как разные вещества при набухании имеют разную консистенцию, их делят на сильно расплывающиеся *слизи* и более клейкие, вытягивающиеся в нити *камеди*. Четких различий между ними нет. Сухие слизи и камеди, а также содержащие их оболочки, твердые, хрупкие, нередко они имеют роговую консистенцию, но при набухании становятся желеобразными.

Набухшие семена с ослизнившейся кожурой лучше прикрепляются к почве. Ослизнение клеток корневого чехлика усиливает поступление воды к растущему кончику корня. С ослизнением части оболочек водопроводящих элементов связано образование перфораций. Ослизнение оболочек наружных клеток спорангиев и гаметангиев способствует их вскрыванию.

Образование камедей обычно связано с патологическими процессами, при этом химическое перерождение затрагивает не только оболочки, но и протопласты клеток. Камедетечение (гуммоз) наблюдается при механических повреждениях стволов многих плодовых растений (слива, вишня, персик, миндаль и др.), а также некоторых видов акаций и астрагалов. Из камедей большую известность имеет гумми-арабик, получаемый из аравийской акации.

Таким образом, преобразования оболочек растительных клеток очень важны для дифференциации постоянных тканей. Часто они связаны с действием внешних факторов, в том числе патогенных. Поэтому такие процессы, как одревеснение, опробковение, ослизнение могут происходить в разных тканях.

Как бы ни были велики изменения оболочек в процессе дифференциации клеток, однако ее основу составляют преобразования их протопластов, затрагивающие все органоиды, включая ядро, нередко увеличивающее плоидность. Органоиды приобретают типичное для них строение. Возрастает

число тех из них, которые в дифференцированной клетке несут наибольшую функциональную нагрузку.

Наряду с прогрессивной дифференциацией, при которой усложняется строение протопласта, у растений широко распространена и регрессивная дифференциация, приводящая к разрушению всех его компонентов. В таких клетках вскоре после окончания роста и формирования структурных особенностей оболочек происходит лизис их содержимого с помощью гидролизующих ферментов. Клетки, представленные одними оболочками, играют в растении опорную роль, входят в состав механических тканей, а также участвуют в проведении воды.

Таким образом, дифференциация — очень сложный процесс, сопровождающийся и химическими, и ультраструктурными, и морфологическими преобразованиями клеток, определяющими их функциональную специализацию.

Главную функцию тканей определяет характер дифференциации большинства составляющих ее клеток. Однако некоторые клетки имеют особый тип развития. Это приводит к морфологической неоднородности ткани и ее полифункциональности. Такая ткань может входить в состав разных структурно-функциональных систем растения.

Принимая во внимание, что ткань представляет собой совокупность взаимосвязанных клеток, единых по происхождению, то есть образованных одной и той же меристемой, в дальнейшем изложении материала мы отдаем предпочтение подробному анализу именно тканей, как понятиям гистологическим, а не характеристике слагаемых ими функциональных систем.

Глава 5

Постоянные ткани

1. Покровные ткани

Образование покровных тканей было одним из основных следствий перехода растений к жизни на суше. Разные условия, в которых развиваются подземные и надземные органы растений, определяют и особенности строения их покровных тканей.

1.1. Эпидерма

В эволюции растений эпидерма возникла как приспособление для защиты внутренних тканей от высыхания. В дальнейшем она приобрела и дополнительные функции, из которых важнейшее значение имеют осуществление газообмена и транспирации, а также способность к поглощению и выделению некоторых веществ и функция защиты от проникновения болезнетворных организмов и поедания животными. Эта мультифункциональность связана с морфолого-физиологической дифференциацией клеток эпидермы.

Эпидерма образуется из протодермы, которая обособляется от остальных клеток верхушки побега под конусом нарастания на уровне самых молодых листовых зачатков.

В поперечном сечении клетки эпидермы обычно таблитчатые, их внешние стенки толще боковых (антиклинальных) и внутренних (периклинальных). Эпидерма состоит из клеток нескольких типов: основных, слагающих большую часть ткани, замыкающих клеток устьиц, клеток волосков, или трихом (от греч. trichoma — волосы), отсутствующих у некоторых растений. В эпидерме злаков и осок основные клетки трех типов: длинные, короткие, или вставочные, отчленяющиеся от длинных в период развития ткани, и крупные пузыревидные, имеющие на поперечных срезах грушевидные очертания.

Основные клетки расположены очень плотно. В эпидерме стеблей и линейных листьев они в верхней проекции продолговатые, в листьях с широкими пластинками — более или менее изодиаметрические или лопастные (рис. 18). На поверхностных срезах стенки клеток ровные или волнистые.

Наружные стенки клеток покрыты кутикулой. Толстые стенки листьев агавы, кливии, лука и других растений имеют несколько кутинизированных слоев, чередующихся со слоями целлюлозы (рис. 19). Кутикула иногда

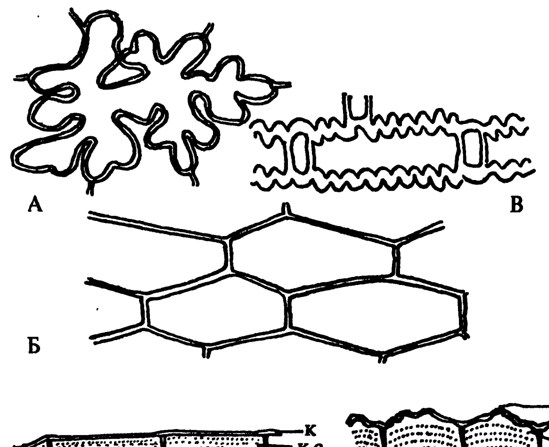


Рис. 18. Очертания клеток эпидермы листьев в верхней проекции: А — недотрога мелкоцветковая; Б — рео разноцветное; В — овсяница овечья

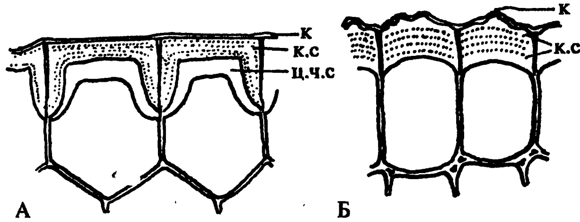


Рис. 19. Клетки эпидермы листьев в разрезе у одного из видов алоэ (А) и у лука репчатого (Б). *Обозначения*: к — кутикула, к.с — кутикулярные слои; ц.ч.с — целлюлозная часть стенки

вклинивается между боковыми стенками клеток (рис. 19 А). Неравномерное отложение кутина на поверхности клетки приводит к образованию кутикулярного рисунка, специфичного для каждого вида. При изучении кутикулы с помощью сканирующего микроскопа она выглядит бугорчатой, морщинистой, гребневидной, ячеистой и т. д.

Поверх кутикулы обычно откладывается воск, придающий поверхности органа сизоватый оттенок. Воск можно стереть, но через несколько дней он восстанавливается. Отложения эпикутикулярного воска имеют вид чешуй, хлопьев, гранул, стерженьков или образований другой формы.

Наличие толстых, часто кутинизированных наружных стенок эпидермальных клеток, кутикулы и воскового налета определяют защитную роль этой ткани не только от излишней потери воды, но и от нападения животных, повреждений от ударов дождевых капель, града, проникновения внутрь органа гиф гриба, болезнетворных бактерий и вирусов.

В наружной стенке основных клеток эпидермы могут быть поры, которые либо доходят до кутикулы, как у ковыля, либо слепо заканчиваются в толще стенки.

У некоторых растений, например, у многих злаков, у купены, а также хвойных, оболочки основных клеток эпидермы одревесневают, у хвощей — окремневают. Как правило, основные эпидермальные клетки живые. Они содержат хлоропласты, реже — лейкопласты. Раньше считали, что хлоропласты

свойственны эпидермальным клеткам только тенелюбивых растений. Однако они характерны и для многих светолюбивых растений, в том числе пеларгонии, подсолнечника, короставника, многих суккулентов и др. В отличие от хлоропластов ассимилирующей ткани хлоропласты эпидермальных клеток фотосинтетически менее активны. Они имеют слабо развитую систему внутренних мембран, малочисленные граны состоят из немногих тилакоидов. Слабое развитие мембранной системы свойственно и лейкопластам, встречающимся в основных клетках эпидермы подорожника большого и других растений. Крахмала в них обычно не бывает. Эпидермальные клетки лепестков цветка и сочных плодов содержат *хромопласты* (каротиноидопласты).

Для основных эпидермальных клеток характерна крупная центральная вакуоль, накапливающая оксалат кальция, таннины, алкалоиды, пигменты и другие вещества. В большинстве случаев, эти вещества встречаются лишь в некоторых клетках, представляющих собой идиобласты, как у копытня. Пигменты бывают обычно либо в виде антоциана, красного в кислой, синего — в щелочной средах, либо в виде желтого антохлора. Короткие клетки эпидермы злаков содержат кремниевые тельца.

Таким образом, основные эпидермальные клетки биологически активны.

Устьице представляет собой пару замыкающих клеток, разделенных межклетником. У многих растений устьице ассоциировано с околоустьичными клетками, которые внешне могут отличаться от основных клеток. Устьице вместе с околоустьичными клетками называют устьичным аппаратом, или устьичным комплексом. Устьица осуществляют газообмен и транспирацию.

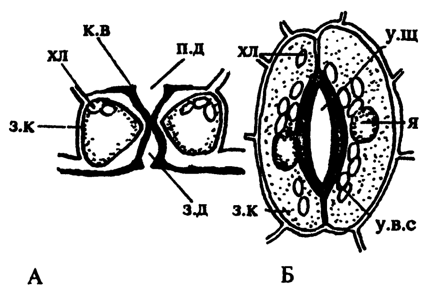


Рис. 20. Замыкающие клетки устьица в разрезе (А) и в плане (Б).

Обозначения: з.д — задний дворик устьичной щели, з.к — замыкающие клетки, к.в — кутикулярные выросты, п.д — передний дворик устьичной щели, у.в.с — утолщенная внутренняя стенка замыкающей клетки, у.щ — устьичная щель, хл — хлоропласты, я — ядро

Каждая из замыкающих клеток в плане обычно имеет очертания семени фасоли (рис. 20 Б). Вогнутые стенки клеток, ограничивающие межклетник — устьичную щель, — утолщены значительно сильнее стенок, соприкасающихся с околоустьичными клетками. Наружные и внутренние стенки замыкающих клеток покрыты кутикулой. На поперечных срезах эпидермы обычно видны две пары кутикулярных клювовидных выростов — над входом в устьичную щель и на противоположном, внутреннем ее конце, граничащим с подустьичной полостью. Поэтому устьичная щель имеет вид небольшого канала, воронковидно расширенного на концах. Наружное расширение называют передним двориком, внутреннее — задним двориком (рис. 20 А). Ширина центральной части

устьичной щели непостоянна: при ее расширении устьице открывается, при сужении — закрывается.

Функционирующие замыкающие клетки живые, с хорошо выраженным ядром и хлоропластами, имеющими граны, состоящие из нескольких тилакоидов. Между замыкающими и околоустьичными клетками нередко встречаются плазмодесмы.

Особое строение имеют устьица злаков. Их замыкающие клетки в плане продолговатые, у них утолщены не только стенки, ограничивающие устьичную щель, но и стенки, примыкающие к околоустьичным клеткам. Между этими утолщенными стенками остается узкий канал, связывающий тонкостенные концевые участки клеток, содержащие нормально развитый протопласт, но ядро состоит из 2 частей, соединенных тонким мостиком, расположенным в этом канале (рис. 21 А). Имеются сведения, что на концах замыкающих клеток образуются сквозные отверстия диаметром 0,15–4 мкм, через которые протопласт одной клетки сообщается с протопластом другой.

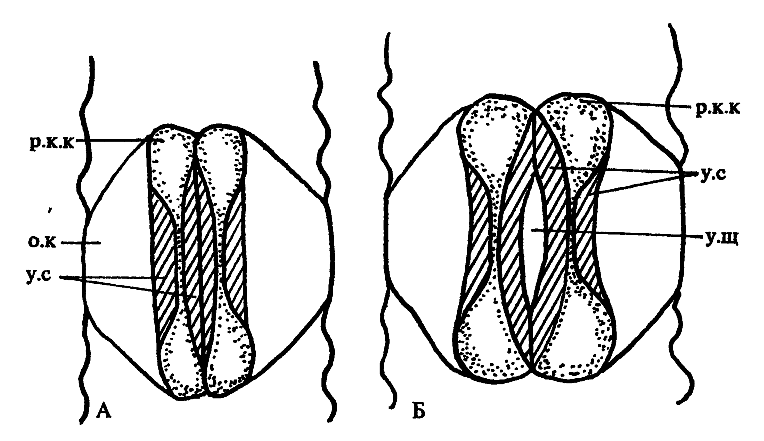


Рис. 21. Устьице злака с закрытой (А) и открытой (Б) устьичной щелью. *Обозначения*: о.к — околоустьичная клетка, р.к.к — расширенные концы клеток, у.с — утолщенные стенки замыкающих клеток, у.щ — устьичная щель

Механизм открывания и закрывания устьичной щели основан на осмотических явлениях, однако в работе устьица участвуют все органоиды протопласта, о чем свидетельствуют периодические изменения их строения. Так, в замыкающих клетках открытых устьиц кормовых бобов ядра округлые или лопастные, в закрытых — более или менее веретеновидные. В замыкающих клетках открытых устьиц движение гиалоплазмы медленное, что связано с увеличением ее вязкости, в закрытых — движение интенсивное, так как гиалоплазма более жидкая за счет воды, выходящей из вакуоли. Определяющую роль в процессе открывания и закрывания устьица играют изменения

вакуолярной системы. При избытке в растении воды вакуоли замыкающих клеток активно насасывают воду из окружающих клеток и подустьичной полости. Объем вакуолей увеличивается, осмотическое давление в замыкающих клетках повышается. Возрастание давления на оболочки приводит к тому, что тонкие стенки клеток, граничащие с околоустьичными клетками, растягиваются в тангентальном направлении, а утолщенные стенки, обращенные к устьичной щели, расходятся, устьичная щель расширяется. Через нее наружу выходят пары воды и осуществляется газообмен (рис. 22 А).

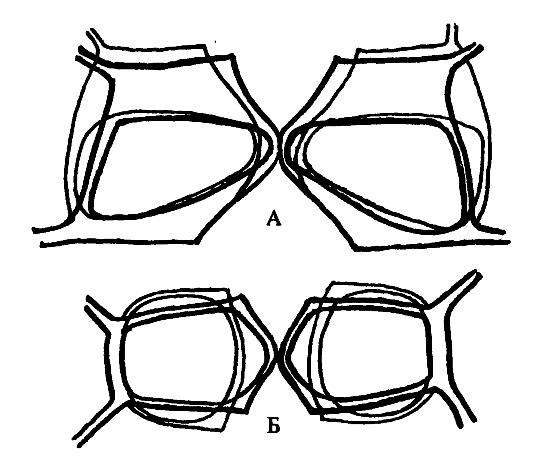


Рис. 22. Устьица амариллиса (А) и лиственного мха (Б) в разрезе. Толстыми линиями показаны очертания замыкающих клеток при закрытой устьичной щели, тонкими — при открытой

Известно, что увеличение сосущей силы клетки связано с повышением концентрации веществ, находящихся в вакуолярном соке. Долгое время считали, что это достигается поступлением в вакуоль водорастворимых сахаров, возникающих при гидролизе крахмала, ассимилированного хлоропластами замыкающих клеток. В настоящее время установлено, что роль углеводов в этом процессе ограничена. Важнейшее значение имеет поступление в вакуоль осмотически активных одновалентных катионов, прежде всего катионов калия. Они переходят в вакуоль из органоидов самой замыкающей клетки и из других клеток эпидермы.

Закрывание устьица объясняется падением осмотического давления вследствие выхода из вакуолей замыкающих клеток воды и катионов, которые частично аккумулируются их органоидами, а частично выводятся из этих клеток; объем вакуолей сокращается, растянутые тонкие стенки клеток спадаются, утолщенные стенки смыкаются, устьичная щель сокращается — устьице закрывается.

Работа устьичного аппарата требует затраты энергии, источником которой, по-видимому, служат углеводы. Об этом можно судить по уменьшению размеров крахмальных зерен, находящихся в хлоропластах замыкающих клеток. В замыкающих клетках закрытых устьиц они крупнее.

Не у всех растений открывание устьица связано с растяжением замыкающих клеток в тангентальном (параллельном поверхности) направлении. У мхов и некоторых высших споровых растений растягиваются тонкие верхняя и нижняя стенки, и замыкающие клетки вытягиваются в радиальном направлении (рис. 22 Б). У злаков открывание устьица обусловлено увеличением объема тонкостенных концевых участков замыкающих клеток, приобретающих при этом гантелевидные очертания (рис. 21 Б).

Разные растения выработали определенный ритм работы устьичного аппарата. Состояние, в котором находятся замыкающие клетки, зависит не только от содержания в растении воды, но и от многих внешних условий, в том числе температуры, инсоляции, состава воздуха и др., однако ведущая роль принадлежит обычно какому-либо одному фактору.

У большинства растений устьица открыты и днем, и ночью, закрываясь лишь при уменьшении содержания воды. В жаркие часы устьица обычно закрыты, но у растений пустынь они открыты. У некоторых растений, например, у каланхоэ, они открываются ночью и закрываются днем.

По способам образования устьичные аппараты делят на 3 типа: *перигенный*, *мезогенный* и *мезо-перигенный*. Начало устьичному аппарату дает клетка, называемая *меристемоидом*, которая отчленяется от основной эпидермальной клетки.

При развитии перигенного аппарата меристемоид, делясь, образует только пару замыкающих клеток. Сформировавшееся таким путем устьице окружено обычными основными клетками, как у ириса. При развитии мезогенного аппарата меристемоид после ряда последовательных делений образует и замыкающие, и все околоустьичные клетки (злаки, крестоцветные, гвоздичные). Мезо-перигенный аппарат формируется в том случае, если из меристемоида возникают замыкающие и лишь некоторые околоустьичные клетки.

В полностью дифференцированной эпидерме трудно определить способ образования устьичного аппарата, поэтому, описывая его, обычно пользуются другой, более распространенной морфологической классификацией, основанной на числе околоустьичных клеток и их расположении относительно длинной оси устьица.

У двудольных наиболее распространены 4 типа устьичных аппаратов. *Аномоцитный*, или беспорядочно-клеточный, характеризующийся наличием вокруг замыкающих клеток нескольких околоустьичных клеток, не отличающихся от основных клеток эпидермы; в их расположении нет четко выраженной закономерности (лютик, борец) (рис. 23 А). *Анизоцитный*, или неравноклеточный, имеет 3 околоустьичные клетки разных размеров (капуста, очиток) (рис. 23 Б). *Парацитный*, или параллельно-клеточный, снабжен двумя околоустьичными клетками, расположенными вдоль замыкающих клеток, параллельно устьичной щели (подмаренник) (рис. 23 В). *Диацитный*, или двуклеточный, тоже имеет две околоустьичные клетки, но их смежные

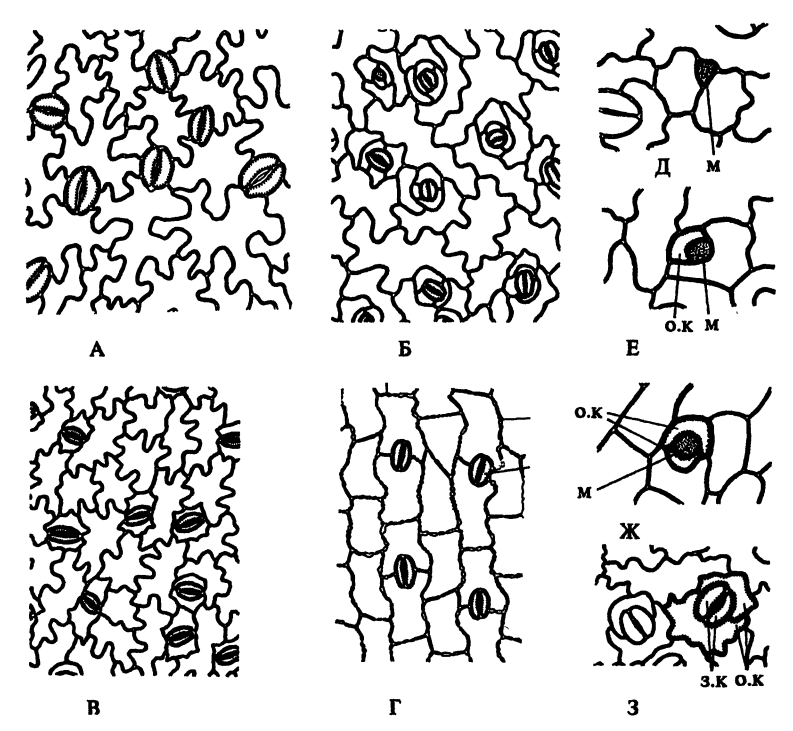


Рис. 23. Типы устьичных аппаратов по характеру расположения и числу околоустьичных клеток: А — аномоцитный; Б — анизоцитный; В — парацитный; Г — диацитный; Д–З — последовательные стадия развития диацитного устьичного аппарата.
Обозначения: з.к — замыкающие клетки, м — меристемоиды, о.к — околоустьичные клетки

стенки ориентированы перпендикулярно устьичной щели (гвоздика, звездчатка) (рис. 23 Г–З).

У однодольных, наряду с распространенным у злаков парацитным, встречаются также *тетрацитный* и *гексацитный* типы устьичного аппарата. В первом случае устьице окружено 4 симметрично расположенными околоустьичными клетками: две клетки параллельны устьичной щели, а две другие примыкают к полюсам замыкающих клеток (как у традесканции). Во втором случае устьичный аппарат имеет 6 околоустьичных клеток: две пары расположены симметрично вдоль замыкающих клеток, а 2 клетки как у традескации занимают полярные положения.

Несмотря на большое структурное разнообразие устьичных аппаратов, нельзя, однако, достоверно определить, какой тип был исходным для эволюции этого весьма специализированного комплекса эпидермальных клеток.

В отличие от большинства высших растений, у которых замыкающие клетки находятся более или менее в одной плоскости, у хвощей устьичный аппарат состоит из 4 клеток, расположенных в 2 яруса: пара наружных клеток по строению сходна с основными клетками эпидермы, имеющими окремневшие оболочки, а в качестве замыкающих функционируют клетки внутреннего яруса.

Трихомы, или волоски — выросты эпидермальных клеток, составляющие опушение органа. Их следует отличать от *эмергенцев* (от лат. emergens, emergentis — выбивающийся), в образовании которых участвует не только эпидерма, но и субэпидермальные ткани. Таковы шипы розы, крыжовника, ежевики.

Трихомы делят на 2 функциональных типа: *кроющие* и *железистые*. Первые служат для защиты растения от перегрева, излишней транспирации, поедания животными, вторые — участвуют в выделении веществ.

Трихомы бывают одноклеточными и многоклеточными (рис. 24, 25). И те и другие внешне разнообразны.

Из одноклеточных трихом наиболее простое строение имеют сосочки, или *папиллы*, представляющие собой невысокие, но широкие выросты эпидермальных клеток (рис. 24 М). Обилие папилл создает бархатистую поверхность органа. Они часто встречаются на лепестках (например, у люпина, фиалки), хорошо удерживая пыльцу.

Нитевидные волоски, как и папиллы, — выросты эпидермальных клеток, но более длинные. Особенно длинные волоски (50–60 мм и более) развиваются на семенах хлопчатника.

Одноклеточные волоски могут быть пузыревидными (хрустальная травка, рохея) (рис. 24 К), крючковидными, содержащими цистолит, как у хмеля (рис. 24 Н), и разветвленными, 2–3-раздельными (рис. 24 Г, Д).

Многоклеточный волосок, как правило, отделен стенкой от образовавшей его клетки эпидермы. Простой волосок представляет собой однорядную многоклеточную нить (рис. 24 В). У некоторых видов ястребинки развиваются многорядные волоски. Наряду с простыми, широко распространены ветвистые волоски, которые могут быть перистыми (рис. 24 И) и звездчатыми (рис. 24 Ж, З), и чешуйки (рис. 24 Л).

Перистый волосок имеет многоклеточную главную ось, от которой в местах сочленения клеток отходят боковые «веточки».

Чешуйки называют также *пельтатными волосками* (от лат. peltatus — дисковидный, щитовидный). Они состоят из многоклеточной пластинки и короткой ножки, у некоторых волосков ножек нет.

Функция кроющих волосков в течение их жизни меняется. Самые молодые волоски, образующиеся до формирования устьичного аппарата, имеющие тонкую оболочку и слабо развитую кутикулу, обычно хорошо транспирируют. После того, как эта функция переходит к устьицам, оболочки волосков и кутикула утолщаются, а протопласты в большинстве случаев

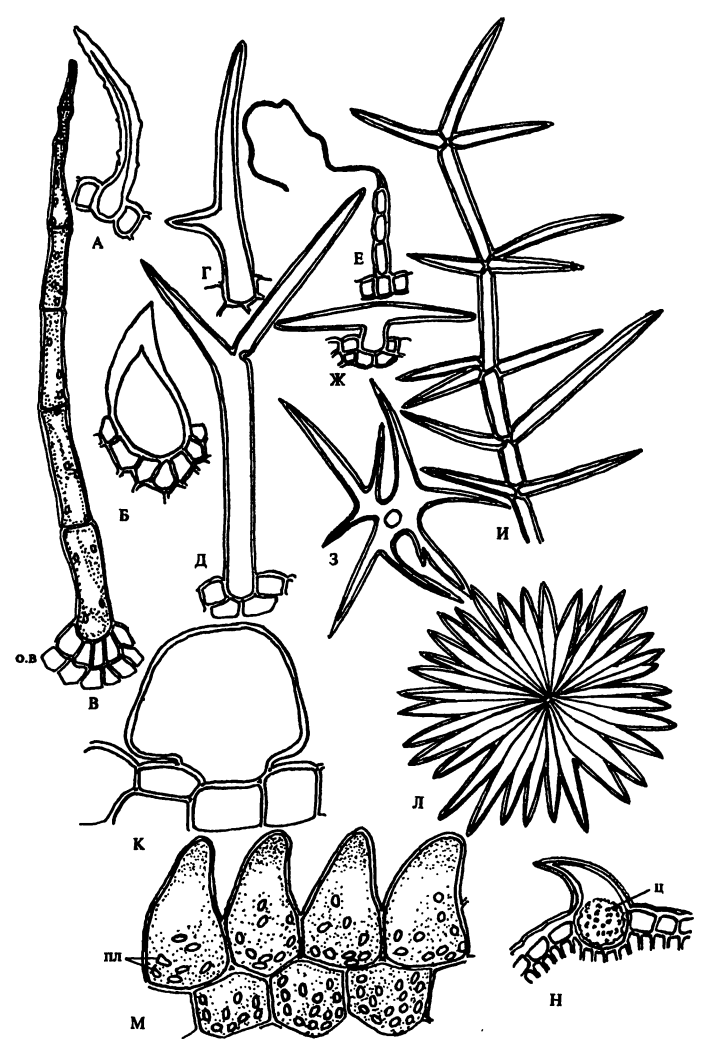


Рис. 24. Типы волосков: А — цепляющийся одноклеточный волосок хмеля; Б — шиповидный волосок ясменника; В — простой многоклеточный волосок сенполии (узумбарской фиалки); Г, Д — двураздельные волоски свербиги; Е — простой многоклеточный волосок паутинистого опушения лопуха войлочного; Ж, З — звездчатые волоски икотника в разрезе (Ж) и в плане (З); И — перистый волосок коровяка; К — одноклеточный водозапасающий волосок рохеи; Л — чешуйчатый волосок облепихи; М — папиллы на лепестках люпина; Н — крючковидный волосок хмеля с цистолитом.

Обозначения: о.в — основание волоска, пл — пластиды, ц — цистолит

отмирают, полости клеток заполняются воздухом. Такие волоски, составляющие светлый покров на поверхности органа, отражая солнечные лучи, защищают растение от перегрева и потери влаги. По времени это обычно совпадает с окончанием роста несущего волоски органа. С возрастом часть волосков опадает.

Не у всех растений кроющие волоски омертвевают. У сенполии (узумбарской фиалки), например, их протопласты содержат хлорофилловые зерна и сохраняются в течение всей жизни листа.

Железистые волоски также могут быть одноклеточными и многоклеточными. Из одноклеточных к ним близки жгучие волоски крапивы, которые часто относят к кроющим волоскам (рис. 25 Ж). Волосок представляет собой ретортообразную клетку, расширенная часть которой погружена в цоколь из субэпидермальных тканей. В связи с этим такие волоски нередко считают эмергенцами. Верхняя, свободная, постепенно сужающаяся к концу часть волоска имеет толстую кремниевую стенку. На самом ее конце

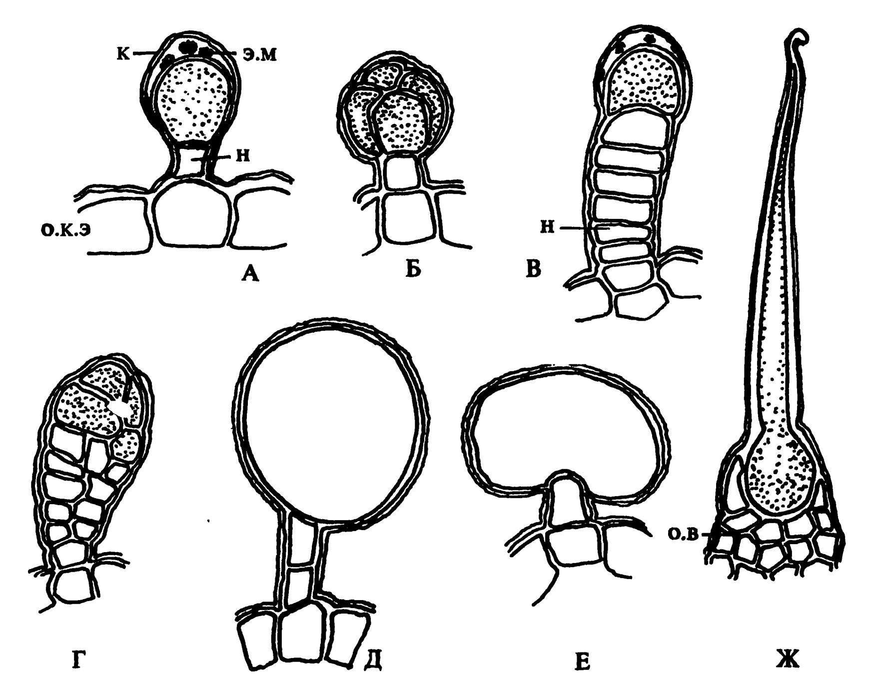


Рис. 25. Железистые волоски: А, Б — головчатые волоски сенполии; В, Г — многоклеточные волоски лопуха паутинистого; Д, Е — головчатый и пельтатный волоски мари белой; Ж — жгучий волосок крапивы.

Обозначения: к — кутикула, н — ножка, о.в — основание волоска, о.к.э — основная клетка эпидермы, э.м — скопления эфирного масла

находится тонкостенная, легко отламывающаяся при соприкосновении с кожей маленькая головка. Волосок вонзается в кожу, изливая содержащуюся в ретортообразной клетке богатую гистаминами и ацетилхолином жидкость, вызывающую ощущение ожога. Ожоги от волосков некоторых тропических крапив могут привести к летальному исходу.

Многоклеточные волоски обычно головчатые. Такой волосок имеет одноклеточную или многоклеточную, иногда довольно длинную ножку, заканчивающуюся головкой, представляющей собой одну почти шаровидную клетку или группу клеток, покрытых кутикулой (рис. 25 А–Е). Железистые волоски обычно долговечнее кроющих.

Строение волосков, степень их развития, особенности расположения на органах создают разные типы *опушения*, представляющие собой важные морфологические признаки растений.

Бархатистое опушение обусловлено папиллами, шелковистое — прямыми, тонкими, прижатыми к поверхности волосками, мохнатое — извилистыми волосками, не имеющими определенной ориентации. Густые, обычно перистые волоски составляют войлочное опушение, а более или менее короткие простые волоски, отстоящие от поверхности — шерстистое. Для щетинистого опушения характерны толстостенные, твердые волоски, а для реснитчатого — волоски, расположенные по краю органа. Опушение может состоять из волосков одного или разных типов. Оно бывает равномерным и неравномерным. Верхняя и нижняя стороны листовой пластинки часто различаются степенью опушенности, нередко волоски развиваются только вдоль жилок или в местах их разветвления; на стеблях некоторых растений волоски располагаются продольными рядами.

1.2. Первичная покровная ткань корня

Наружную однослойную ткань молодого корня, топографически соответствующую эпидерме надземных вегетативных органов, называют *ризодермой* (от греч. rhyza — корень и derma — кожа), или *эпиблемой*, которая образует корневые волоски. Они осуществляют поглощение почвенной воды с растворенными в ней минеральными веществами, в связи с этим функционально ризодерма принадлежит к абсорбционной системе растения.

Первичная покровная ткань корня — *экзодерма* (от греч. exo — вне, снаружи) дифференцируется после отмирания недолговечных корневых волосков из подстилающих ризодерму одного или нескольких слоев паренхимных, многоугольных в очертаниях, плотно сомкнутых клеток с субериниизированными оболочками. Таким образом, экзодерма несопоставима с эпидермой ни по происхождению, так как развивается не из протодермы, ни по строению клеток. Учитывая необычность наружных тканей корня, более целесообразно рассмотреть их особенности в других местах книги.

1.3. Вторичная покровная ткань

Продолжительность жизни первичных покровных тканей неодинакова у разных растений и их органах. На листьях и стеблях травянистых растений эпидерма сохраняется до конца их жизни, как и экзодерма на корнях папоротниковидных и однодольных покрытосеменных растений. В стеблях древесных растений в корнях двудольных и голосеменных, характеризующихся вторичным утолщением, первичные покровные ткани заменяются вторичной покровной тканью — пробкой, или *феллемой* (от греч. phellos — пробка). Вместе с *феллогеном* и *феллодермой* она входит в состав *перидермы* (от греч. peri — возле, около) (рис. 26).

Феллоген, располагающийся между феллемой и феллодермой, представляет собой однослойную меристему, состоящую из коротких клеток, имеющих таблитчатые очертания поперечных сечений. Клетки феллогена вычленяются обычно вследствие двух последовательных периклинальных делений из живых клеток постоянных тканей. Чаще всего он закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое и даже в глубоких слоях осевых органов. Из трех образовавшихся клеток средняя становится клеткой феллогена, или пробкового камбия.

Делясь периклинально, клетки феллогена отчленяют наружу клетки феллемы, а внутрь — клетки феллодермы. Феллемы всегда бывает больше, чем феллодермы, состоящей чаще всего из 1–3 слоев. Клетки феллодермы живые, внешне сходные с клетками феллогена, обычно они содержат запасные вещества, которые используются феллогеном.

Только что образовавшиеся клетки пробки практически не отличаются от клеток феллогена. По мере образования новых клеток ранее образовавшиеся оттесняются к периферии и приступают к дифференциации. Обычно еще до окончания роста клетки на ее первичную оболочку откладывается суберин, иногда его слои чередуются со слоями воска. На субериновый слой со стороны полости клетки откладывается целлюлозная вторичная оболочка. В стенках клеток пробки пор нет. После опробковения оболочек протопласты клеток отмирают, их полости заполняются либо воздухом, либо бурыми или коричневыми смолистыми или дубильными веществами, а клетки пробки березы (ее называют берестой) — белым порошкообразным веществом — бетулином.

У некоторых растений, например, у березы, тюльпанного дерева, слои тонкостенных клеток пробки чередуются со слоями более толстостенных и узкопросветных клеток. У сосны, ели, лиственницы пробка состоит из 2–3 типов клеток: обычных клеток с более или менее утолщенными оболочками, прозрачных клеток с очень тонкими извилистыми радиальными (антиклинальными) стенками (так называемая губчатая пробка) и *феллоидов*, очень толстые слоистые оболочки которых не опробковевают, а одревесневают (совокупность этих клеток называют каменистой пробкой). Феллоиды

встречаются не только у хвойных, они развиваются и у лиственных древесных растений, например, у представителей семейств жимолостных, маслиновых.

В отличие от экзодермы, клетки которой тоже имеют опробковевшие оболочки, но располагаются в шахматном порядке, клетки пробки, как и всей перидермы, на поперечных срезах составляют радиальные ряды.

Пробка обладает не только водо- и газонепроницаемостью, но и теплоизолирующими свойствами, так как содержащийся в ее клетках воздух — плохой проводник тепла. Особенно велика роль пробки для надземных органов растений, живущих в регионах, климат которых подвержен сезонным изменениям.

1.4. Чечевички

В эпидерме газообмен происходит через устьица. После образования перидермы эпидерма отмирает и слущивается, а газообмен осуществляют *чечевички* (рис. 26). У большинства древесных растений они формируются уже в первый год жизни побега.

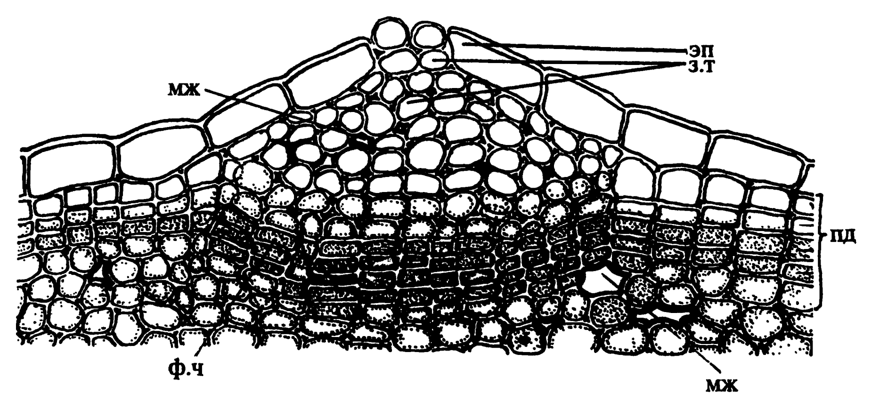


Рис. 26. Строение чечевички бузины.
Обозначения: з.т — заполняющая ткань чечевички, мж — межклетники, пд — перидерма, ф.ч — феллоген чечевички, эп — клетки эпидермы

Развитие чечевички начинается до появления перидермы. Обычно под некоторыми устьицами вследствие деления субэпидермальных клеток возникают бугорки, приподнимающие эпидерму, которая затем в этом месте разрывается. Клетки бугорка чаще всего округлые, тонкостенные, бесцветные, так как хлоропластов в них нет. Между клетками имеются межклетники. Совокупность этих клеток составляет *заполняющую*, или *выполняющую* ткань чечевички. Затем под заполняющей тканью закладывается феллоген чечевички в виде вогнутой линзы. Его клетки вычленяются из паренхимных клеток

путем их периклинальных делений. Клетки феллогена чечевички разделены очень узкими межклетниками, достаточными однако для газообмена между заполняющей тканью и глубже лежащими тканями. Клетки феллогена, делясь периклинально, образуют новые клетки заполняющей ткани, что приводит к увеличению размеров чечевички. Клетки, прилегающие к феллогену снаружи, сначала уплощенные, затем они увеличиваются, округляются, между ними появляются межклетники. После образования чечевичек феллоген закладывается по всей окружности стебля, смыкаясь с феллогеном чечевички, которая оказывается внутри перидермы.

По строению заполняющей ткани чечевички варьируют. У одних растений (тополь, груша) она состоит из чередующихся слоев тонкостенных, рыхло расположенных и толстостенных, компактно лежащих клеток. Оболочки всех клеток опробковевают. У других растений (бузина, липа, ясень) заполняющая ткань рыхлая, оболочки слагающих ее клеток неопробковевшие. В таких чечевичках к концу вегетационного периода феллоген образует плотный многорядный слой клеток, называемый *замыкающим*. Он пронизан очень узкими межклетниками. Весной под давлением новых клеток заполняющей ткани, откладываемых феллогеном, замыкающий слой разрывается, и вентиляция усиливается. У березы, бука, сливы заполняющая ткань состоит из широких слоев рыхлых неопробковевших клеток, чередующихся с узкими слоями опробковевших, которые, скрепляя рыхлую ткань, осенью и зимой играют роль замыкающего слоя.

Чечевички разных растений внешне различны. Обычно они представляют собой мелкие бородавочки, слегка приподнимающиеся над поверхностью перидермы. У осины, тополя они имеют ромбические очертания, со временем в них возникают трещины. На стволах и многолетних ветвях березы чечевички похожи на черные горизонтальные штрихи. На срезах чечевички обычно имеют очертания двояковыпуклых линз.

В корнях чечевичек обычно нет, однако они обнаружены у сосны, растущей на болоте. В этом случае их образование, естественно, не связано с устьицами.

1.5. Корка

На стволах и толстых корнях древесных растений с возрастом формируется дополнительный защитный покров — корка, или *ритидом*. Его образование связано с неоднократным заложением феллогена, каждый новый слой которого закладывае. я глубже предыдущего после прекращения его деятельности. В этом случае развивается несколько перидерм. Из-за газо- и водонепроницаемости входящей в состав перидерм пробки, ткани, находящиеся между перидермами, отмирают, поэтому корка представляет собой комплекс мертвых тканей, наружные слои которых со временем слущиваются.

6 Зак. 53

2. Абсорбционные ткани

Поглощение веществ, необходимых для жизни растений, осуществляется их поверхностью. У водорослей и высших растений, вторично перешедших к обитанию в воде, вся поверхность тела участвует в этом процессе, у наземных растений существуют специализированные структуры и ткани, непосредственно контактирующие с источником питания.

Из веществ, поступающих в растение из внешней среды, особую роль играет вода, так как питательные вещества перемещаются по растению в виде водных растворов.

У некоторых растений, живущих в регионах с жарким и сухим климатом, эпидерма образует волоски, абсорбирующие атмосферную влагу. У пустынных растений Африки они иногда появляются в большом числе в период с ноября по апрель. Волоски, поглощающие воду, часто встречаются и у растений, произрастающих в странах Средиземноморья, приуроченных к сухим солнечным местообитаниям. Такие волоски могут быть одноклеточными, как у рохии (рис. 24 К), и многоклеточными, часто весьма сложного строения. В одних случаях они состоят из живых клеток, активно поглощающих воду; в других — из мертвых клеток с тонкими водопроницаемыми оболочками.

Весьма сложное строение имеют абсорбирующие воду волоски у тропических растений. Так, у фриезии волосок состоит из ножки и нескольких находящихся над ней клеток, поглощающих воду. При этом наиболее увеличивается объем самой верхней клетки. Эта многоклеточная структура погружена в воронкообразное углубление эпидермы и прикрыта сверху защитным «щитом», краевые, мертвые клетки которого упираются в эпидерму. При насыщении водой средняя часть «щита» располагается на уровне эпидермы, при высыхании абсорбирующие клетки спадают, а «щит» становится вогнутым (рис. 27).

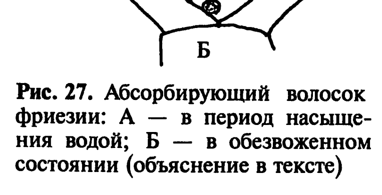


Рис. 27. Абсорбирующий волосок фриезии: А — в период насыщения водой; Б — в обезвоженном состоянии (объяснение в тексте)

У бескорневых растений почвенную воду поглощают ризоиды, а у растений, имеющих корни, — корневые волоски. *Ризоид*, образуемый клеткой эпидермы, обычно отделен от нее перегородкой. Чаще всего это очень длинная шланговидная тонкостенная клетка с закругленной верхушкой. При контакте с почвенными частицами верхушка ризоида уплощается, ветвится, приобретая многолопастные очертания (рис. 28 Г, Д). У многих листостебельных

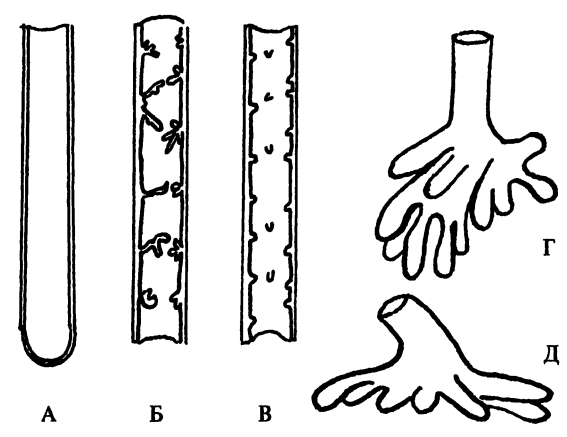


Рис. 28. Ризоиды мхов: А — простой ризоид маршанции; Б, В — язычковые ризоиды маршанции; Г, Д — лопастные ризоиды листостебельного мха

мхов встречаются ветвистые ризоиды. Нередко они расположены на стебле на всем его протяжении.

У печеночника маршанции ризоиды двух типов: простые, гладкостенные, и язычковые, внутренняя часть оболочек которых имеет зубчатые или иной формы выросты. Простые ризоиды, расположенные на нижней стороне таллома вдоль «срединного ребра», растут вниз, прикрепляя таллом к почве и поглощая из нее воду с растворенными в ней минеральными веществами (рис. 28 А). Язычковые ризоиды сплетены в тяжи, проходящие вдоль краев таллома на нижней его стороне. Они прижаты к таллому так называемыми брюшными чешуйками — амфигастриями. По язычковым ризоидам и между ними как по фитилю передвигается вода (рис. 28 Б, В).

У растений корнепобеговой организации в абсорбции почвенной воды, как уже было сказано, участвует эпиблема, или ризодерма, характерная особенность которой — наличие корневых волосков.

Как правило, они не отделены перегородками от образовавших их клеток. Исключение составляют некоторые папоротники, у которых эти перегородки есть, а также бромелии и марьянник луговой, имеющие многоклеточные корневые волоски. Волоски развиваются последовательно, от кончика корня к его основанию.

У многих видов растений каждая клетка ризодермы имеет волосок, отходящий от ее середины или расположенный ближе к морфологически нижнему ее концу. У некоторых растений сама клетка ризодермы, вытягиваясь, превращается в корневой волосок (рис. 29).

Обычно ризодерма состоит из 2 типов клеток: волосконосных, называемых *трихобластами* (от греч. trichoma — волосы и blastos — росток), и не име-

ющих волосков *атрихобластов*. У споровых растений, некоторых однодольных и двудольных покрытосеменных из семейства нимфейных эти клетки детерминируются очень рано, когда ризодерма находится еще в состоянии меристемы. У других растений ризодерма до начала развития корневых волосков состоит из однородных клеток, которые затем делятся поперек. Из образовавшихся при этом двух клеток апикальная, обращенная к кончику корня, становится трихобластом, а базальная, обычно более крупная, атрихобластом. Главное различие между трихобластами и атрихобластами состоит в том, что первые довольно долго пребывают в эмбриональном состоянии и значительно позднее атрихобластов приступают к дифференциации. Атрихобласты накапливают балластные вещества, впоследствии отторгаемые растением.

Развитие атрихобластов сопровождается их сильным удлинением, увеличением размеров поперечных сечений и активной вакуолизацией. У пальм, некоторых орхидей, злаков, сложноцветных наружные, а нередко и внутренние стенки атрихобластов утолщаются. Дифференциация этих клеток обычно заканчивается до начала образования корневых волосков трихобластами. Атрихобласты функционально сходны с основными клетками эпидермы, но отличаются от них отсутствием кутикулы.

Инициали трихобластов имеют крупное ядро и многочисленные цитоплазматические органоиды. Их переход в стадию растяжения, или роста, сопровождается появлением крупных вакуолей, пересеченных цитоплазматическими тяжами. Больше всего цитоплазмы концентрируется в центральной части клетки вокруг ядра (рис. 29).

Развитие корневого волоска начинается с появления небольшого бугорка на наружной стороне клетки. Рост волоска сосредоточен на его конце, такой рост называют апикальным. Он связан с особенностями строения оболочки трихобласта. К началу развития корневого волоска оболочка клетки двухслойная. Внутренний слой характеризуется параллельным расположением микрофибрилл целлюлозы, а наружный — беспорядочным. Этот слой, богатый аморфным матриксом, состоящим из пектинов и гемицеллюлоз, непрерывно образуется на конце растущего волоска, а одновременно с этим по всей внутренней поверхности его оболочки, от верхушки к основанию волоска, откладываются плотные слои микрофибрилл целлюлозы с небольшим количеством матрикса.

Наружная часть оболочки волоска ослизняется. Этот процесс сопровождается выделением на его поверхности кислых полисахаридов, а также угольной, уксусной, муравьиной кислот. Слизь притягивает воду, кислоты способствуют растворению многих минеральных соединений, находящихся в почве. С помощью слизи корневые волоски склеиваются с почвенными частицами, извлекая из них необходимые для питания вещества. Верхушки таких волосков, как и верхушки ризоидов, часто становятся многолопастными.

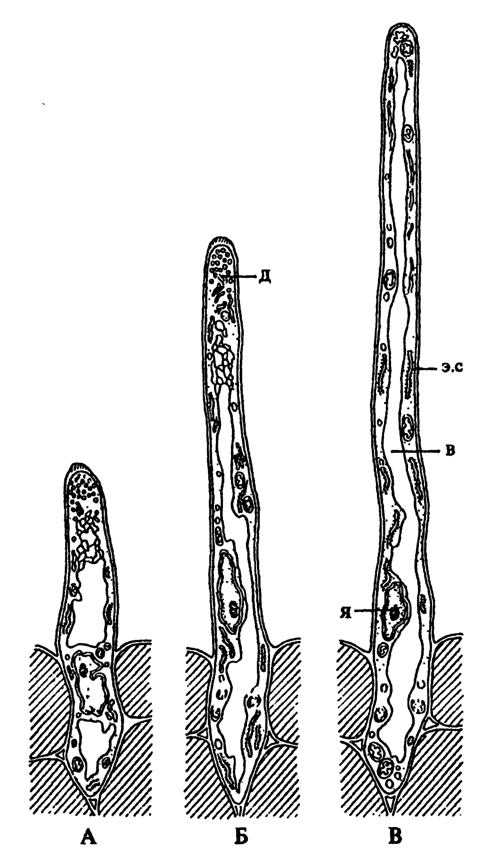


Рис. 29. Корневые волоски редьки на разных этапах развития: А, Б — начальные стадии развития; В — волосок, закончивший рост.
Обозначения: в — вакуоль, д — диктиосомы, э.с — эндоплазматическая сеть, я — ядро

Волоски очень сильно увеличивают абсорбирующую поверхность корня, но они недолговечны, живут обычно несколько дней. Отмершие волоски опадают с поверхности корня, очень редко они сохраняются в течение 1–2 лет, но способность к поглощению воды теряют. У некоторых сложноцветных оболочки таких долговечных волосков утолщаются и одревесневают. Протяженность волосконосной зоны корня остается более или менее постоянной, так как вместо отмерших волосков клетки ризодермы, находящиеся недалеко от корневого чехлика, образуют новые волоски.

У тропических однодольных-эпифитов из семейств орхидных и ароидных корни свешиваются в виде пучка со стволов деревьев, на которых

эти растения живут, и не соприкасаются с почвой. Ризодермы с корневыми волосками такие воздушные корни не имеют. Вместо этого у них развивается многослойная ткань — *веламен*, имеющий вид серебристо-белого покрова. Он образуется вследствие периклинальных делений клеток поверхностного слоя корня. Клетки веламена бывают разной формы. Они всегда плотно сомкнуты, в процессе развития их протопласты отмирают. Оболочки клеток с внутренней стороны неравномерно утолщены, утолщения могут быть спиральными и сетчатыми (рис. 30).

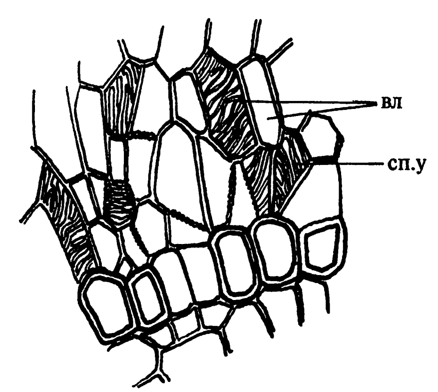


Рис. 30. Наружный покров (веламен) воздушного корня эпифитной орхидеи. *Обозначения*: вл — веламен, сп.у — спиральные утолщения оболочек клеток

В сухую погоду клетки веламена заполнены воздухом, в дождливую — они поглощают воду, которая проникает в клетки через сквозные отверстия в оболочках, как по капиллярам.

Веламен обнаружен и в подземных корнях некоторых видов спаржи.

Сфагновые мхи имеют *гиалиновые клетки*. В стеблях они составляют многослойный покров, в однослойных листовых пластинках — расположены в ячеях сети, образованной трубчатыми хлорофиллоносными клетками. Гиалиновые клетки — крупные мертвые со спиральными утолщениями внутренней части оболочек, со сквозными отверстиями («порами»), через которые внутрь поступает вода (рис. 31). Наличием гиалиновых клеток объясняется очень большая влагоемкость сфагновых мхов. Масса воды в живом растении во много раз превышает его сухую массу.

Наряду с водопоглощающими тканями, развивающимися на поверхности растения, в нем существуют также ткани и отдельные клетки, участвующие в абсорбции органических веществ. У мхов они расположены в местах контакта гаметофита с ножкой спорофита, в семенах — между зародышем и запасающей тканью, у растений-паразитов функцию поглощения веществ из растения-хозяина выполняет наружный слой клеток гаустория.

Клетки, участвующие в поглощении солей, встречаются в нижней эпидерме листьев некоторых подводных растений, например, элодеи и рдеста,

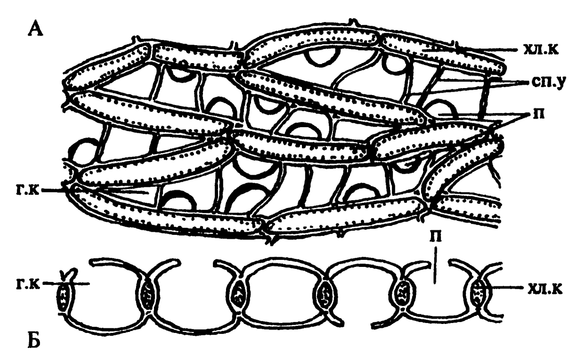


Рис. 31. Строение листа сфагнума: А — лист в плане; Б — лист в разрезе.
Обозначения: г.к — гиалиновые клетки, п — поры, сп.у — спиральные утолщения оболочек гиалиновых клеток, хл.к — хлорофиллоносные клетки

сходные с ними по строению клетки характерны и для некоторых паренхимных клеток флоэмы. Эти клетки называют «передаточными». Они представляют собой специализированные паренхимные клетки, приспособленные к массовому обмену продуктами метаболизма через наружные оболочки и мембраны — плазмалеммы, непосредственно осуществляющие поглощение веществ. Оболочка клетки образует многочисленные выросты (протуберанцы), вдающиеся в полость, что сильно увеличивает общую поверхность плазмалеммы, выстилающей сложный рельеф внутренней части оболочки.

Таким образом, наземные растения хорошо приспособлены не только к поддержанию на определенном уровне водного режима, используя для поглощения воды структуры разного происхождения, но и к осуществлению внутреннего транспорта органических веществ из одних тканей в другие.

3. Фотосинтезирующие ткани

Основу энергетического обмена всей биосферы составляет фотосинтез, в результате которого из углекислого газа и воды на свету образуются органические вещества и выделяется кислород. Высшие растения, оказавшиеся в наиболее благоприятных для фотосинтеза условиях, ежедневно создают 4,5 г углеводов на 1 м^2 поверхности листьев, а на всем земном шаре биологическая продуктивность растений достигает астрономических величин.

Осуществление фотосинтеза возможно благодаря сформировавшемуся в процессе эволюции растений структурно и химически сложному аппарату, состоящему из нескольких взаимосвязанных звеньев: зеленого пигмента хлорофилла, образующего хромопротеиды с протеидным комплексом расположенных в строме хлоропласта мембран, функциональной связи пластид

с другими органоидами клетки и формирования популяций клеток, составляющих специализированую фотосинтезирующую ткань — хлоренхиму.

Обычно ее относят к ассимилирующим тканям. Однако под ассимиляцией в широком смысле слова понимают синтез любых молекулярных компонентов клетки, происходящий в процессе усвоения ею веществ из внешней по отношению к ней среды, что в единстве с диссимиляцией — распадом веществ в организме — и составляет сущность обмена веществ. В связи с этим многие ткани не только растений, но и других живых организмов можно назвать ассимилирующими.

Хлоренхима — одна из разновидностей тканей, производных основной меристемы. Функционирующая клетка хлоренхимы имеет первичную оболочку с плазмодесменными канальцами, центральную вакуоль, постенный слой цитоплазмы с ядром и другими органоидами, из которых важнейшую роль играют хлоропласты.

Расположенные группами пластиды, митохондрии и особые микротельца — пероксисомы — контактирующие оболочками, составляют единую функциональную систему, осуществляющую не только фотосинтез, но и дыхание. Сопряженность этих процессов имеет важное значение для жизни клетки. Для создания молекулы углевода требуется определенное количество света. Однако заключенная в нем энергия может быть израсходована клеткой только посредством целой цепи процессов, составляющих акт дыхания. Кислород, выделяемый при фотосинтезе, используется для окисления углеводов, при этом образуется углекислый газ, вовлекаемый в фотосинтез, и освобождается энергия в более активной, мобильной, пригодной для расходования форме.

Активность фотосинтеза тесно связана со строением хлоропластов, внутренние мембраны которых, составляющие граны (рис. 32), содержат хлорофилла значительно больше, чем соединяющие граны тилакоиды стромы.

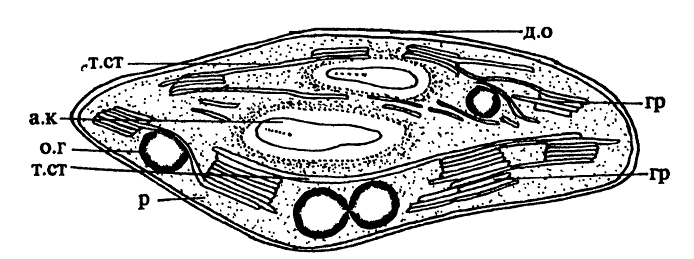


Рис. 32. Схема строения хлоропласта в фотосинтезирующей клетке.

Обозначения: а.к — отложения ассимиляционного крахмала, гр — граны, д.о — двумембранная оболочка пластиды, о.г — осмиофильные глобулы, р — рибосомы, т.ст — тилакоиды стромы

Число пластид в клетке неодинаково у разных растений. Из представителей отдела моховидных антоцерос имеет всего одну пластиду, а мний — свыше 100. Сильно варьирует число пластид в клетках хлоренхимы и у покрытосеменных растений: у пеперомии их 3–5, а у фасоли — 30–40.

В связи с тем, что для фотосинтеза необходим свет, хлоренхима располагается либо непосредственно под прозрачной кожицей, свободно пропускающей солнечные лучи, либо чуть глубже. Лучше всего эта ткань развита в листьях и молодых стеблях. Она есть и в чашелистиках, пестике, незрелых плодах многих растений.

Клетки хлоренхимы могут быть изодиаметрическими, округлых или овальных очертаний, лопастными, цилиндрическими, складчатыми. Цилиндрические клетки, длинные оси которых перпендикулярны поверхности органа, называют палисадными. Складки, возникающие из выростов внутренней части оболочки, значительно увеличивают внутреннюю поверхность клетки и, как следствие этого, — возможность размещения в постенном слое цитоплазмы большего числа пластид, чем в клетках с ровными стенками. Такие складчатые клетки имеют игольчатые листья сосны (см. рис. 151 Б).

Хлоренхиму листа называют *мезофиллом* (от греч. mesos — средний и phyllon — лист). Он может быть однородным, состоящим из одинаковых клеток, или дифференцированным на столбчатый и губчатый. Клетки столбчатого мезофилла, называемого также палисадной тканью, плотно сомкнуты, клетки губчатого мезофилла имеют округлые или лопастные очертания и расположены рыхло. Наибольшей фотосинтетической активностью характеризуется столбчатый мезофилл, а губчатый мезофилл, в котором хорошо развита система межклетников, сообщающихся с устьицами, интенсивно участвует в газообмене.

Хлоропласты могут менять расположение в клетке. Их пассивное перемещение обусловлено движением цитоплазмы, а активное связано с изменениями интенсивности освещения. На рассеянном свету они приурочены к стенкам, параллельным поверхности органа, то есть перпендикулярным падающим лучам. На ярком свету пластиды перемещаются на боковые стенки, параллельные падающим лучам. В этом случае свет не попадает прямо на пластиды, а рассеиваясь, более равномерно их освещает. В темноте пластиды находятся, главным образом, близ внутренних стенок клетки.

Фотосинтез осуществляют не только клетки специализированной паренхимы. У тенелюбивых растений эту функцию выполняют также клетки эпидермы. У некоторых папоротников из рода адиантум эпидерма состоит из клеток, нижние (внутренние) стенки которых образуют складки, вдающиеся в их полости (рис. 33 В). В молодых стеблях двудольных растений хлоропласты встречаются и в клетках субэпидермальной механической ткани — колленхимы.

Своеобразно расположение фотосинтезирующих клеток у некоторых моховидных. У печеночника маршанции на верхней стороне таллома имеются

5 Зак. 53

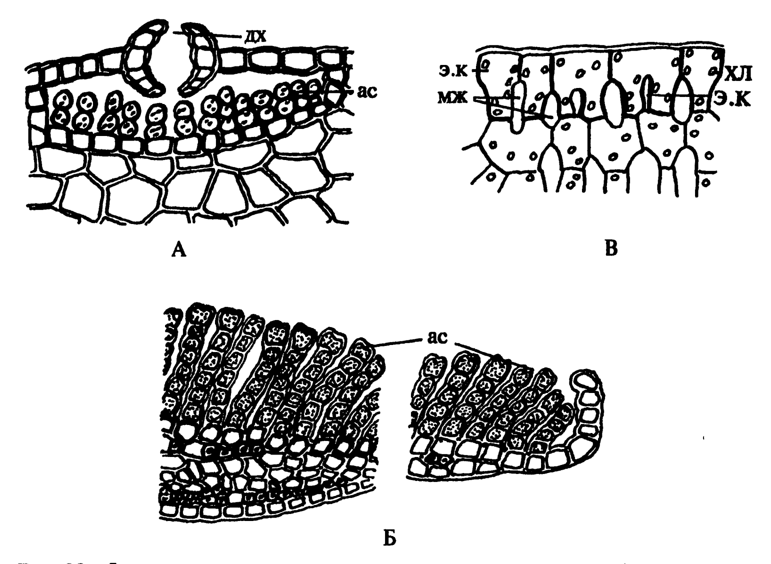


Рис. 33. Фотосинтезирующие структуры высших растений: А — поперечный срез таллома маршанции; Б — поперечный срез листа кукушкина льна; В — поперечный срез листа адиантума.
Обозначения: ас — ассимиляторы, дх — дыхальце, мж — межклетники, хл — хлоропласты, э.к — клетка эпидермы

камеры, со дна которых отходят цепочки хлорофиллоносных клеток, называемые ***ассимиляторами***. В наружной стенке камеры находится отверстие, окруженное клетками, расположенными в несколько ярусов. Это дыхальце (иногда его называют устьицем), через которое внутрь камеры попадает воздух (рис. 33 А). У листостебельного кукушкина льна пластинчатые многоклеточные ассимиляторы, расположенные параллельно, составляют плотный слой на верхней стороне листа (рис. 33 Б).

Таким образом, в фотосинтезе могут участвовать разные ткани растений, но только у хлоренхимы эта функция не только главная, но и единственная. Для всех фотосинтезирующих тканей характерно более или менее поверхностное расположение, что позволяет наиболее оптимально использовать световую энергию.

4. Проводящие ткани

4.1. Общие сведения о проводящих тканях

Важнейшим приобретением растений в их морфологической эволюции было появление двух специализированных органов, ответственных за разные способы питания: корня, поглощающего воду и минеральные вещества

из почвы, и листа, создающего в процессе фотосинтеза органические вещества, необходимые не только как конструктивный материал для непосредственного образования новых клеток, но и для создания резерва этих веществ, реализуемых по мере надобности.

Фотосинтез не может происходить без воды, равно как рост и функционирование корня, также участвующего в синтезе органических соединений, в том числе некоторых аминокислот и гормонов; это требует поступления в корень органических веществ, продуцируемых листьями. Возможность перемещения веществ по растению достигается развитием в них специальных проводящих тканей: *ксилемы* (от греч. xýlon — дерево), или *древесины*, и *флоэмы* (от греч. phloios — кора), или *луба*. По ксилеме в восходящем направлении передвигается вода с растворенными в ней минеральными веществами, поглощаемыми корнем из почвы, и органическими, вырабатываемыми самим корнем, а по флоэме в нисходящем направлении — от листа к корню — движутся продукты ассимиляции, главным образом, углеводы. Так как вещества могут транспортироваться только в виде водных растворов, очень важно наличие тесных контактов между обеими проводящими тканями, их объединение в систему взаимосвязанных проводящих пучков, типы строения которых определяет характер расположения в них ксилемы и флоэмы.

По взаимному расположению флоэмы и ксилемы выделяют несколько типов *проводящих пучков* (рис. 34). В *коллатеральных*, или бокобочных пучках, встречающихся в стеблях и листьях многих семенных растений, тяжи ксилемы примыкают к тяжам флоэмы (рис. 34 А); в *биколлатеральных*, или двубокобочных пучках (рис. 34 В), свойственных некоторым двудольным, например, представителям семейства тыквенных, тяжи ксилемы располагаются между двумя тяжами флоэмы — внутренним и наружным. В *радиальных* пучках корней (рис. 34 Е) тяжи ксилемы чередуются с тяжами флоэмы, так как находятся на разных радиусах; в *концентрических* пучках одна из тканей полностью окружает другую: если ксилема расположена вокруг флоэмы, пучок называют *амфивазальным* (такие пучки встречаются у некоторых однодольных растений, например, у драцены) (рис. 34 Г), если, наоборот, ксилема окружена флоэмой, пучок называют *амфикрибральным* (такие пучки характерны для папоротников) (рис. 34 Д).

Ксилему и флоэму образуют специальные *васкулярные* (от лат. vásculáris — сосуд) меристемы — прокамбий и камбий. Проводящие ткани, возникшие из прокамбия, относят к первичным, а ткани, развивающиеся из производных камбия, — ко вторичным (см. с. 44).

Первичные ксилему и флоэму делят на *протоксилему* и *протофлоэму*, элементы которых дифференцируются из клеток прокамбия на очень ранней стадии развития органов растений, а также *метаксилему* и *метафлоэму*, появляющиеся позднее. Первичные проводящие ткани имеют все высшие растения, вторичные — свойственны, главным образом, голосеменным и двудольным покрытосеменным. В их коллатеральных и биколлатеральных

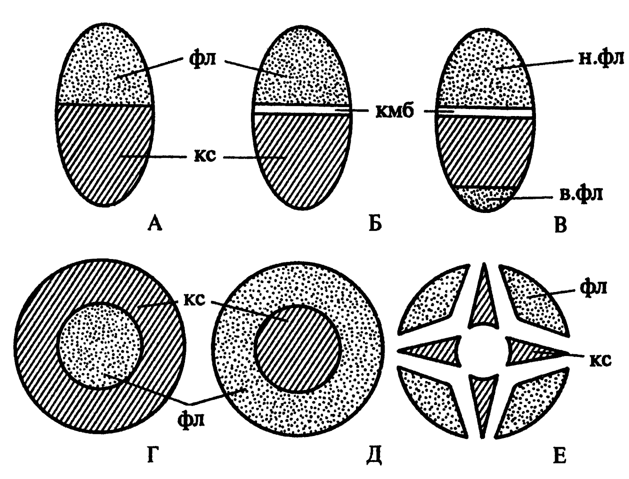


Рис. 34. Типы проводящих пучков: А — коллатеральный закрытый; Б — коллатеральный открытый; В — биколлатеральный открытый; Г — концентрический амфивазальный; Д — концентрический амфикрибральный; Е — сложный радиальный. *Обозначения*: в.фл — внутренняя флоэма, кмб — камбий, кс — ксилема, н.фл — наружная флоэма, фл — флоэма

пучках первичные ксилема и флоэма отделены одна от другой вторичными проводящими тканями, при этом между вторичной ксилемой и расположенной снаружи от нее вторичной флоэмой, находится прослойка камбия (рис. 34 Б, В). Такие пучки называют *открытыми* в отличие от *закрытых*, которые состоят только из первичных тканей и не имеют камбия.

Клетки, составляющие флоэму и ксилему, первоначально осуществляли только проведение веществ. В процессе эволюции растений произошла дифференциация этих клеток на несколько структурных типов. Одни из них сохранили за собой только функцию транспорта веществ, другие стали выполнять иные функции, в том числе механическую, функцию запасания веществ, их выделения. Таким образом, из простых тканей, имеющих однородное строение, проводящие ткани превратились в ткани сложные и по составу элементов, и по разнообразию свойственных им функций. Особенно сложное строение характерно для вторичных проводящих тканей древесных растений.

4.2. Ксилема

Появление ксилемы, или древесины, было непосредственным следствием перехода растений к жизни на суше. У самых первых наземных растений, ископаемые остатки которых не известны, потребности в специальной проводящей ткани, вероятно, не было. При небольших размерах растений, существовавших в условиях высокой влажности, вода поступала

в живые клетки осмотическим путем и передвигалась в направлении градиента концентрации веществ клеточного сока. Это передвижение осуществляется очень медленно, и увеличение размеров растений, происходившее в процессе их эволюции, неизбежно должно было сопровождаться развитием приспособлений, повышающих его эффективность. Одно из них состояло в том, что клетки становились прозенхимными, а протопласты их отмирали, что несомненно облегчало путь свободного передвижения воды по их полостям.

Однако при недостатке воды, часто возникающем в условиях жизни на суше, тонкие оболочки, теряющие тургор при обезвоживании клетки, втягиваются внутрь ее полости вследствие силы сцепления между молекулами воды, что при продолжительном дефиците влаги может привести к сплющиванию клетки, ее облитерации. Это не происходит, если тонкие первичные оболочки водопроводящих элементов укреплены отложениями вторичных оболочек. Такие мертвые прозенхимные клетки с толстыми боковыми (продольными) стенками встречаются у некоторых листостебельных мхов, например, у кукушкина льна. Сильно скошенные смежные конечные стенки клеток, находящихся одна над другой, остаются тонкими, через них осуществляется передвижение воды в восходящем направлении.

У других высших растений (кроме мхов) эволюция водопроводящих элементов шла по пути частичного утолщения оболочек, в которых сохранялись тонкие, в ряде случаев довольно обширные участки, состоящие только из оболочки первичной, способной притягивать и удерживать большое количество воды. Ее излишки поступают в полость клетки и транспортируются по растению. Появление в утолщенных местах лигнина, вызывающего одревеснение, значительно увеличивает прочность оболочек. Так возникла трахеида — один из специализированных водопроводящих элементов ксилемы высших растений.

Трахеида — прозенхимная клетка, которая развивается непосредственно из клетки прокамбия или клетки, образованной инициальной клеткой камбия вследствие ее периклинального, или тангентального, деления. Она растет путем интрузивного роста, достигая в длину нескольких мм (у агавы, например, до 10 мм). Развитие трахеиды сопровождается сильной вакуолизацией. Больше всего органоидов сосредоточено на растущем ее конце, в наиболее активном состоянии находится аппарат Гольджи, участвующий в росте клеточной оболочки. После образования ее структурных особенностей и одревеснения в трахеидах увеличивается содержание лизосом, гидролитические ферменты которых осуществляют растворение (лизис) всего содержимого, полости трахеид постепенно заполняются водой. С током воды остатки содержимого удаляются из клетки.

По характеру утолщений оболочек, размерам и расположению в них участков первичных оболочек различают 3 типа трахеид: ***кольчатые***, ***спиральные*** и ***пористые*** (рис. 35).

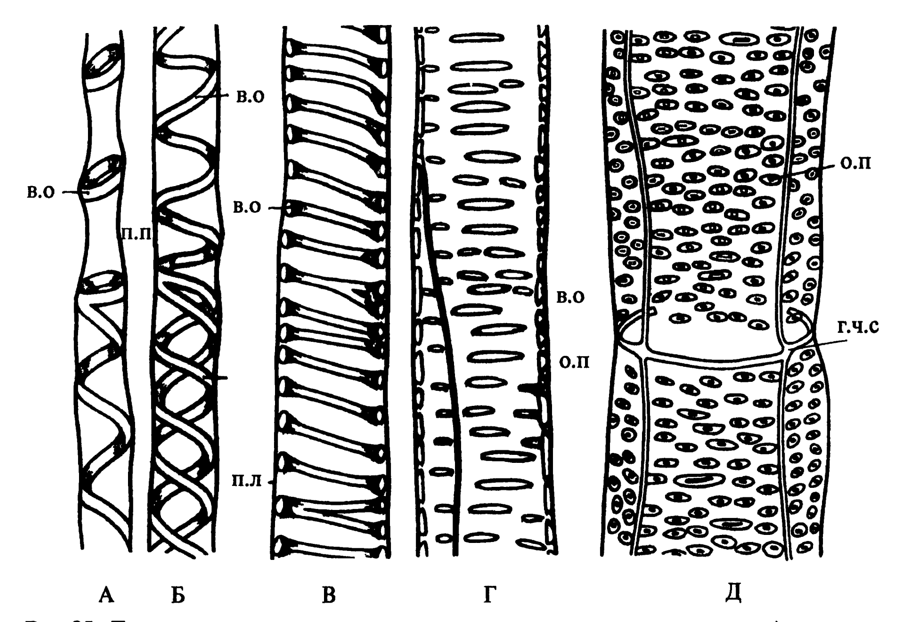


Рис. 35. Типы водопроводящих элементов ксилемы по характеру стенок: А — кольчато-спиральный; Б, В — спиральный; Г, Д — пористый

Обозначения: в.о — отложения вторичных оболочек, г.ч.с — граница между двумя члениками сосуда, о.п — окаймленная пора, п.п — поровое поле

В кольчатых трахеидах вторичная оболочка откладывается в виде колец, удаленных одно от другого, или сближенных. Стенки этих трахеид имеют максимальные размеры участков, состоящих только из первичной оболочки. При дефиците влаги они, хотя и прогибаются внутрь полости клетки, но кольчатые утолщения препятствуют сильному сближению стенок, предотвращая облитерацию трахеиды.

В спиральных трахеидах утолщения представляют собой спирально закрученные ленты. Нередко в одной и той же трахеиде встречаются и кольчатые, и спиральные утолщения. Такие трахеиды называют кольчато-спиральными.

Кольчатые и спиральные трахеиды составляют протоксилему, пористые — метаксилему (рис. 36). Из таких элементов состояла ксилема у большинства известных нам древнейших наземных растений. Протоксилема такого же строения свойственна и современным растениям. Наличие у кольчатых и спиральных водопроводящих элементов обширных тонкостенных участков, способных к растяжению, очень важно в период активного верхушечного роста осевых органов, приводящего к их удлинению. В это время расстояния между кольчатыми утолщениями увеличиваются, а спиральные утолщения становятся более «крутыми».

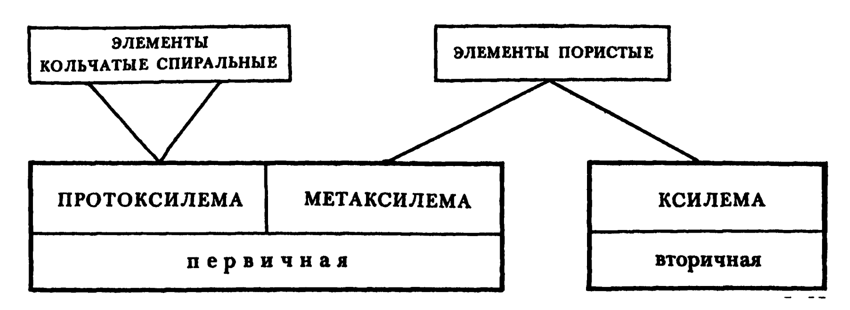


Рис. 36. Типы элементов первичной и вторичной ксилемы

Наиболее древний тип пористых трахеид — *лестничные.* В филогенезе они возникли из спиральных трахеид при плотном заложении и частичном срастании витков спиральных утолщений. В таких трахеидах утолщению и одревеснению не подвергаются лишь небольшие участки стенок — поры. В водопроводящих элементах поры всегда окаймленные. Особенности расположения их на боковых стенках трахеид определяет характер поровости. В лестничных трахеидах поры расположены в один ряд на каждой стенке трахеиды, очертания пор в этих трахеидах вытянуты поперек стенки, то есть апертуры пор щелевидные (рис. 37 А). Трахеиды с лестничной поровостью свойственны метаксилеме большинства высших споровых растений; у некоторых голосеменных, например, у саговников, они входят в состав вторичной ксилемы.

Трахея, или *сосуд* — это однорядный продольный тяж клеток, называемых члениками. В филогенезе членики трахеи произошли из трахеид, и у многих растений они длинные, с клювиками на конце. Членики одной трахеи сообщаются между собой не порами, а сквозными отверстиями — *перфорациями*, находящимися на конечных стенках члеников (рис. 37 Б, В). Наличие перфораций делает трахею более совершенным проводящим элементом, чем трахеида, так как передвигающейся из членика в членик воде не приходится преодолевать сопротивление поровых мембран. В поперечном сечении трахеи обычно крупнее трахеид.

В метаксилеме некоторых папоротников, например, у орляка, членики трахей, как и трахеиды, имеют лестничную поровость боковых стенок. При развитии трахеи поры, находящиеся на клиновидно суженных смежных стенках соседних по вертикали члеников, растягиваются поперек стенки, их поровые мембраны разрываются, границы окаймлений сглаживаются. Возникшие таким путем множественные перфорации сохраняют щелевидные очертания, но они шире окаймленных пор.

Из голосеменных трахеи встречаются во вторичной ксилеме эфедры, гнетума, вельвичии. У эфедры, как и у орляка, множественные перфорации тоже образуются вследствие разрушения мембран в окаймленных порах,

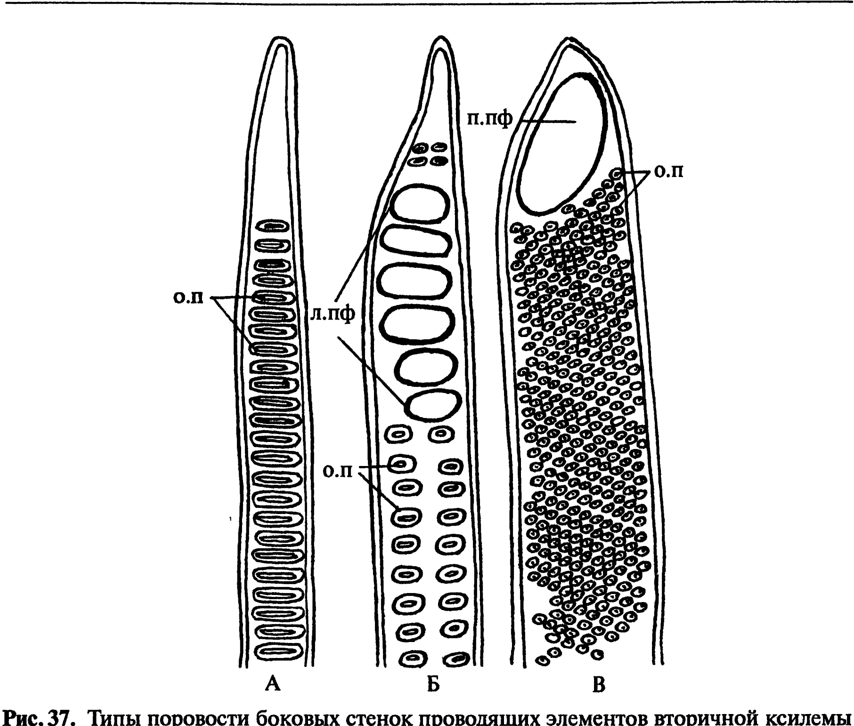


Рис. 37. Типы поровости боковых стенок проводящих элементов вторичной ксилемы покрытосеменных растений: А — трахеида троходендрона с лестничной поровостью; Б — членик сосуда тюльпанного дерева с лестничной перфорационной пластинкой и супротивной поровостью боковых стенок; В — членик сосуда клена с простой перфорационной пластинкой и очередной поровостью боковых стенок.
Обозначения: л.пф — лестничная перфорационная пластинка, о.п — окаймленные поры, п.пф — простая перфорационная пластинка

расположенных на боковых стенках более или менее беспорядочно, но они имеют округлые очертания. Такие перфорации, диаметр которых больше диаметра окаймления поры, называют *эфедроидными*. У гнетума и вельвичии несколько перфораций затем соединяются, и на конечных стенках члеников часто образуется по одному сквозному отверстию.

У всех упомянутых растений трахеи, или сосуды, немногочисленные, и основную функциональную нагрузку несут трахеиды. Только у покрытосеменных трахеи становятся преобладающим водопроводящим элементом ксилемы, хотя и у них встречаются растения, ксилема которых состоит только из трахеид, например, у дримиса. У многих покрытосеменных трахеи существуют наравне с трахеидами. Очень часто протоксилема состоит из кольчатых и спиральных трахеид, и лишь у сравнительно небольшого числа представителей этого отдела, например, у злаков, осок, некоторых

бобовых, сложноцветных в протоксилеме вместо трахеид развиваются кольчатые и спиральные трахеи. Это считают признаком наиболее высокой организации проводящей системы.

По характеру поровости боковых стенок трахеиды и трахеи сходны. Наряду с лестничной, у них встречаются также *супротивная* (рис. 37 Б), *очередная* (рис. 37 В) (в этом случае поры расположены в шахматном порядке), иногда *беспорядочная* поровость.

Развитие членика трахеи у покрытосеменных растений сходно с развитием трахеиды, но в отличие от нее, у членика трахеи утолщаются не все стенки, а только боковые, на которых формируются окаймленные поры. Конечные стенки клеток-члеников, сначала тонкие, впоследствии ослизняются и разбухают (рис. 38). В ослизнении участвует аппарат Гольджи. Этим объясняется скопление диктиосом на концах развивающегося членика трахеи. При его росте в ширину ослизнившиеся стенки не выдерживают напряжения и разрываются. Возможно, что разрыв облегчается и ферментативным разрушением компонентов первичной оболочки. Образовавшаяся перфорация обычно окружена валиком вторичной оболочки.

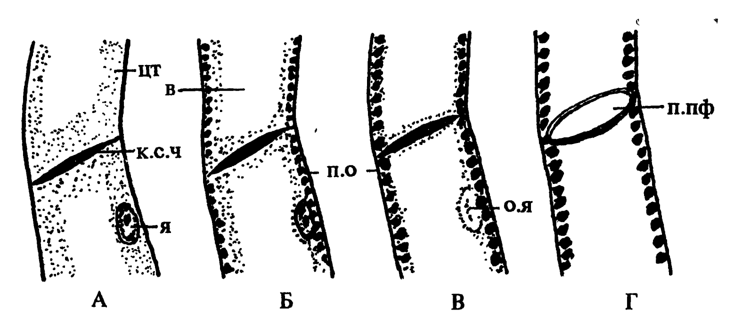


Рис. 38. Разные стадии развития сосуда: А — исходные клетки; Б, В — отложения вторичной оболочки, формирование окаймленных пор, деградация содержимого клетки, начало ослизнения конечных стенок члеников; Г — часть сформированного сосуда с простой перфорацией между члениками.

Обозначения: в — вакуоль, к.с.ч — конечные стенки соседних члеников, о.я — остатки ядра, п.о — окаймленные поры, п.пф — простая перфорация, цт — цитоплазма, я — ядро

Таким образом, по происхождению перфорации трахеи, или сосуды покрытосеменных, отличаются от перфораций, встречающихся у архегониальных растений. У первых они возникают вследствие разрыва беспоровой части конечной стенки членика, которому предшествует химическое перерождение компонентов первичной оболочки, у вторых — путем разрывов мембран окаймленных пор. Перфорированную конечную стенку членика сосуда называют *перфорационной пластинкой*, она может иметь одно или несколько, иногда очень много сквозных отверстий, что коррелирует с ее

ориентацией по отношению к продольной оси членика. Если конечные стенки сильно наклонены, на них образуются несколько перфораций, расположенных обычно в один ряд. Такую перфорационную пластинку называют *лестничной* (рис. 37 Б). Если конечная стенка расположена почти перпендикулярно к продольной оси членика, формируется *простая* перфорационная пластинка, имеющая только одно сквозное отверстие (рис. 37 В).

Сосуды значительно длиннее трахеид, у дуба они достигают длины 3,6 м, у крупнолистного кирказона, представляющего собой лиану, — более 5 м, у некоторых растений, по-видимому, встречаются еще более длинные сосуды.

Сосуд можно сравнить с гигантской многоклеточной трахеидой, смежные стенки внутренних клеток которой перфорированы, а концевые членики имеют не перфорации, а окаймленные поры, с помощью которых эти членики сообщаются с примыкающим к ним другим сосудам.

Давно было обращено внимание на взаимосвязь некоторых признаков строения проводящих элементов ксилемы покрытосеменных: их длины, диаметра, степени наклона конечных стенок, строения перфорационных пластинок, типов поровости боковых стенок. Часто встречающиеся определенные сочетания этих структурных особенностей позволили американским ученым в 30-е гг. XX столетия разработать кодекс специализации признаков водопроводящих элементов ксилемы.

Согласно этому кодексу, исходным водопроводящим элементом метаксилемы и вторичной ксилемы была трахеида с лестничной поровостью боковых стенок. В ходе эволюции происходило укорочение клеток прокамбия и инициалей камбия, и, как следствие этого, — укорочение трахеид. У длинных трахеид конечные стенки не отграничены от боковых. Укорочение, предшествовавшее преобразованию трахеиды в членик сосуда, сопровождалось изменением угла наклона конечных стенок по отношению к продольной оси клетки и появлением на них многочисленных однорядных сквозных отверстий, то есть конечная стенка преобразовывалась в лестничную перфорационную пластинку, которая обычно коррелирует с лестничной поровостью боковых стенок. При дальнейшем эволюционном укорочении образовавшихся таким путем члеников сосудов, перфорационные пластинки приобретали более или менее поперечную ориентацию, уменьшались их размеры, сокращалось число находящихся на них перфораций, из которых в итоге оставалась только одна, характерная для простой перфорационной пластинки. Вместе с этим изменялся и тип поровости боковых стенок — от лестничной к супротивной и очередной.

В соответствии с этим кодексом, наиболее специализированные сосуды состоят из коротких широких бочонковидных члеников, диаметр перфораций которых почти равен диаметру клетки. Такие сосуды встречаются у ясеня, некоторых древесных бобовых, у многих травянистых растений. Последовательный ход эволюционных преобразований водопроводящих элементов изображен на рис. 39.

Трахеиды были исходными элементами не только для члеников сосудов. В эволюции растений некоторые трахеиды дали начало ксилемным, или *древесинным волокнам*, называемым также *либриформом*. Они свойственны покрытосеменным растениям. Волокна отличаются от типичных трахеид, (которые иногда называют сосудистыми трахеидами, чтобы подчеркнуть их участие в проведении воды), более толстыми оболочками и редукцией числа пор и их окаймлений. Немногочисленные простые поры, встречающиеся в стенках древесинных волокон, обычно имеют щелевидные очертания. Промежуточное положение между сосудистыми трахеидами и волокнами занимают *волокнистые трахеиды*, которые могут участвовать в проведении воды, их поры имеют слабо выраженные окаймления. Волокнистые трахеиды встречаются во вторичной ксилеме древесных розоцветных.



Рис. 39. Эволюционные преобразования проводящих элементов вторичной ксилемы

Первичная и вторичная ксилема наряду с водопроводящими и механическими обычно содержит также живые паренхимные клетки, расположенные продольными однорядными тяжами. Совокупность таких клеток называют поэтому *тяжевой паренхимой*. Ее образование — следствие особого типа дифференциации клеток прокамбия или клеток, образованных камбием, при котором прозенхимная клетка делится поперечными перегородками. Так как исходные меристематические клетки имеют прозенхимную форму, то конечные клетки каждого из продольных тяжей сохраняют клиновидные очертания. У таких клеток оболочки утолщаются и одревесневают меньше, чем у водопроводящих и механических элементов, в их стенках формируются простые поры, а в смежных стенках с водопроводящими элементами — *полуокаймленные*, в которых окаймление развивается только со стороны водопроводящего элемента. Клетки имеют протопласты с многочисленными амилопластами, в которых откладывается запасной крахмал. У некоторых растений продуктом запаса служит масло. Таким образом, в ксилеме только паренхимные клетки остаются живыми. Они могут аккумулировать ионы минеральных веществ, растворенных в воде, что имеет важное значение для регуляции солевого режима растений. У древесных растений с мощным вторичным утолщением паренхимные клетки осуществляют также радиальную связь между разными слоями вторичной ксилемы, составляя ксилемные, или древесинные лучи.

4.3. Флоэма

В эволюции растительного мира элементы, транспортирующие продукты фотосинтеза, по-видимому, появились раньше водопроводящих. В ко-

ровой части слоевищ крупных бурых водорослей эту функцию выполняют слегка разветвленные удлиненные клетки, называемые трубовидными гифами, ситовидными гифами и ситовидными трубками. Их стенки, смежные с другими такими же элементами, пронизаны многочисленными (50–60 шт. на 1 мкм^2) плазмодесменными канальцами диаметром около 0,06 мкм. Однако совокупность этих клеток нельзя считать прообразом флоэмы высших растений, в образовании которой участвуют васкулярные меристемы — прокамбий и камбий, состоящие из прозенхимных, никогда не ветвящихся клеток. Развитие флоэмы у высших наземных растений шло более или менее синхронно с развитием ксилемы.

Предполагают, что у самых древних наземных растений флоэмы как специализированной ткани не было. Обычные паренхимные клетки одновременно осуществляли метаболизм и транспортировали органические вещества, синтезируемые растением. Позднее произошли разделение функций и дифференциация клеток на 2 типа: собственно проводящие и паренхимные.

Достоверных данных о строении проводящих элементов флоэмы у первенцев наземной флоры нет, однако у ринии обнаружены удлиненные тонкостенные клетки с плазмодесменными канальцами и порами, которые, возможно, участвовали в проведении растворов органических веществ. В стеблях листостебельных мхов, в частности, у кукушкина льна, эту функцию выполняют длинные тонкостенные клетки, слегка расширенные на концах. 3–4 такие клетки составляют продольный однорядный тяж. Связь клеток в пределах одного тяжа и с клетками соседних тяжей осуществляется с помощью плазмодесм, наиболее обильных на конечных стенках клеток. Развитие этих элементов имеет много общего с формированием типичных проводящих элементов флоэмы высших растений.

У остальных высших растений проводящие элементы представлены ситовидными клетками и ситовидными трубками.

Ситовидные клетки свойственны архегониальным растениям, кроме мхов. Это длинные прозенхимные клетки, тонкие первичные оболочки которых пронизаны многочисленными плазмодесменными канальцами, расположенными группами. В процессе развития канальцы расширяются, находящиеся в них плазмодесмы часто разрываются, и в смежных стенках соседних клеток образуются сквозные отверстия, группы которых окружены небольшими валиками оболочки. Участок клеточной стенки с группой таких канальцев при рассмотрении в плане напоминает сито, поэтому его называют *ситовидным полем*, а клетки, в стенках которых находятся ситовидные поля, — *ситовидными*. Впервые они были описаны Т. Гартигом в 1837 г.

В ситовидных клетках ситовидные поля расположены на продольных стенках (рис. 40 А). У плаунов они немногочисленные, очень мелкие, у папоротников — весьма обильные, сомкнутые, имеющие угловатые очертания (см. рис. 74 В), у голосеменных — более редкие, обычно овальные или округ-

лые (см. рис. 104 Б). Просветы канальцев варьируют от 0,15 мкм у некоторых плауновидных, например, у полушника, до 1–2 мкм у хвойных.

В эволюции растений происходило уменьшение длины ситовидных элементов не только в связи с укорочением клеток образующих их меристем, но также вследствие поперечных делений меристематических клеток, предшествующих их дифференциации в ситовидные элементы. Укорочение клеток сопровождалось увеличением их диаметров, сокращением числа ситовидных полей на продольных (боковых) стенках и сохранением их на конечных стенках. Эти структурные преобразования привели в итоге к появлению второго типа проводящих элементов — ситовидных трубок, свойственных только покрытосеменным растениям.

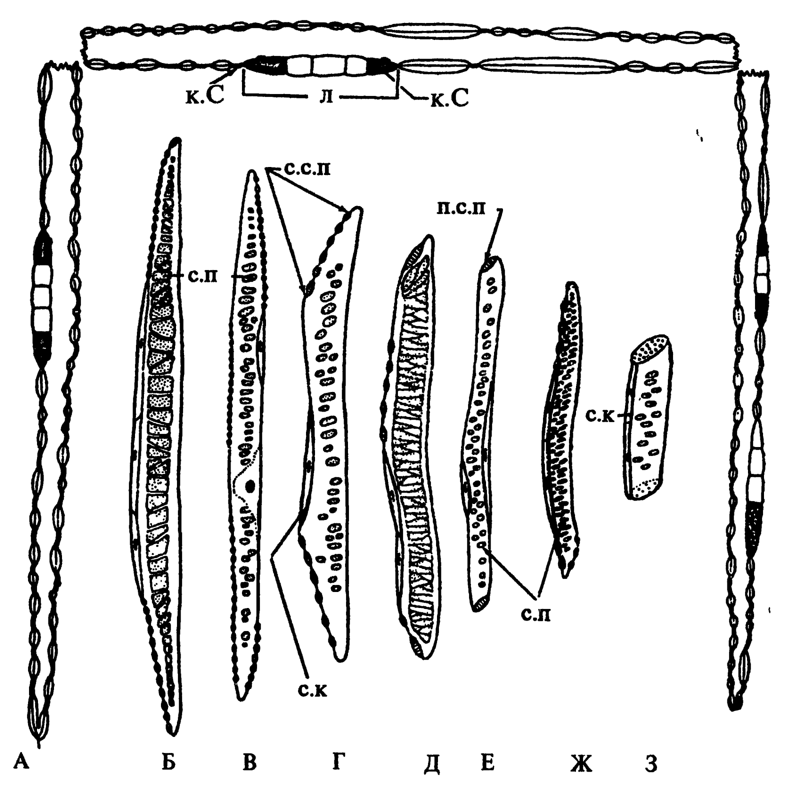


Рис. 40. Эволюционные преобразования проводящих элементов вторичной флоэмы: А — ситовидная клетка; Б–З — укорочение члеников ситовидных трубок в процессе эволюции.

Обозначения: к.С — клетки Страсбургера, л — флоэмный луч, п.с.п — простая ситовидная пластинка, с.к — сопровождающие клетки, с.п — ситовидные поля, с.с.п — сложные ситовидные пластинки

Ситовидная трубка представляет собой однорядный продольный тяж клеток, называемых члениками, конечные стенки которых превращены в ситовидные пластинки: *простые*, если они имеют по одному ситовидному полю (рис. 40 Д–З), и *сложные*, если ситовидных полей несколько и они расположены в один ряд (рис. 40 Б–Г). Сложные ситовидные пластинки всегда расположены наклонно к продольной оси членика, а простые обычно более или менее поперечно. Ситовидные поля приурочены не только к конечным стенкам члеников, они встречаются и на их боковых стенках, в частности, они очень обильны у березы. Канальцы в боковых ситовидных полях всегда более узкопросветные, чем в ситовидных пластинках.

Структурная эволюция члеников ситовидных трубок происходила в том же направлении, что и эволюция члеников сосудов (рис. 40 Б–З).

Несмотря на некоторое внешнее сходство, проводящие элементы ксилемы и флоэмы имеют и существенные различия. Развитие трахеальных элементов сопровождается разрушением их протопластов, поэтому они функционируют, будучи мертвыми. При дифференциации ситовидных элементов также происходят деструктивные изменения протопластов, не приводящие, однако, к их полному исчезновению, поэтому функционирующие ситовидные элементы живые.

При изучении развития ситовидных элементов внимание уделяют двум вопросам: 1) особенностям дезорганизации протопластов и 2) формированию ситовидных полей. В характере развития ситовидных клеток и ситовидных трубок нет существенных различий.

Клетка, приступающая к дифференциации в ситовидный элемент, имеет тонкую первичную оболочку с плазмодесменными канальцами, приуроченными к ее конечным стенкам. Полость клетки занята крупной центральной вакуолью, отделенной от постенного слоя цитоплазмы тонопластом. На ранней стадии развития клетка содержит все органоиды, присущие любой живой клетке (рис. 41).

В процессе дифференциации ситовидного элемента в нем разрушается тонопласт, и содержимое вакуоли смешивается с гиалоплазмой (рис. 41 В). Одна из важных особенностей развития ситовидных элементов состоит в появлении в нем флоэмного белка (*Ф-белка*). Сначала он имеет вид слизевых телец (рис. 41 Б). Впоследствии они теряют четкие контуры, расплываются, и Ф-белок приобретает нитчатое (фибриллярное) строение (рис. 41 В, Г).

Разрушению тонопласта и появлению Ф-белка сопутствуют и другие изменения протопласта: исчезают рибосомы, а после формирования ситовидных полей — аппарат Гольджи. В клетке остается тонкий постенный слой цитоплазмы с небольшим количеством эндоплазматической сети, немногочисленные пластиды и митохондрии, в которых почти нет внутренних мембран, а также Ф-белок. Его функция не ясна. Возможно, что фибриллы белка играют механическую роль, удерживая на определенных местах остающиеся в клетке органоиды. Более распространено мнение, что благодаря

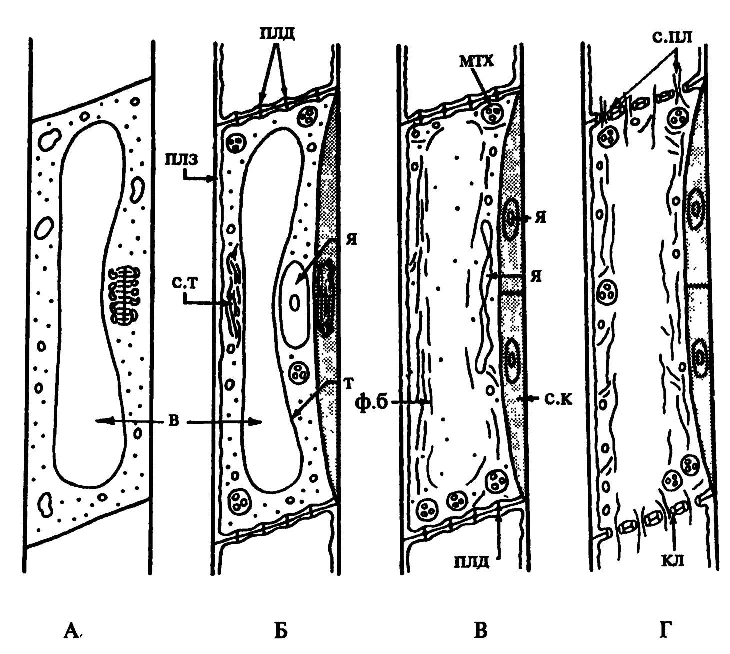


Рис. 41. Схемы последовательных этапов развития членика ситовидной трубки. *Обозначения*: в — вакуоль, кл — каллоза, мтх — митохондрия, плд — плазмодесмы, плз — плазмалемма, с.к — сопровождающие клетки, с.пл — ситовидная пластинка, с.т — слизевое тельце, т — тонопласт, ф.б — флоэмный белок, я — ядро

способности к сокращению молекул (контрактильности) Ф-белок способствует проталкиванию веществ из одной клетки в другую через ситовидные поля. При повреждении ситовидных элементов Ф-белок закупоривает отверстия канальцев ситовидных полей, предотвращая вытекание содержимого. Несмотря на деструктивные изменения протопласта клетка остается живой. Наличие в ней плазмалеммы определяет избирательную проницаемость клетки, ее способность к плазмолизу.

Ядро — наиболее долговечный органоид клетки, оно разрушается только после формирования структурных особенностей оболочки (рис. 41 Г), но у некоторых растений, например, у болотного кипариса, секвойи и некоторых других, ядро или его фрагменты сохраняются в зрелых ситовидных элементах. У большинства растений ситовидные элементы функционируют после разрушения ядра.

Развитие ситовидного поля, происходящее одновременно с изменениями протопласта, — пример особого типа дифференциации первичного порового поля. На начальных этапах развития ситовидного элемента плазмодесменные канальцы первичного порового поля заполнены плазмодесмами.

Вскоре вокруг концов плазмодесменных канальцев, пересекающих смежные стенки клеток, появляются бляшки синтезируемого клеткой полисахарида — *каллозы* (рис. 42). Они разрастаются в толщину, вытесняя вещества, слагающие клеточную стенку. Отложения каллозы, образовавшиеся на обоих концах плазмодесменных канальцев, в конце концов смыкаются, и вся полость канальца оказывается выстланной каллозой (рис. 41 Г; 42). Ее дальнейшее накопление приводит к значительной эрозии смежных клеточных стенок, при этом полностью разрушаются только вещества матрикса, а микрофибриллы целлюлозы смещаются к краям расширяющегося таким образом канальца. При очень сильной эрозии стенок отдельные канальцы могут со-

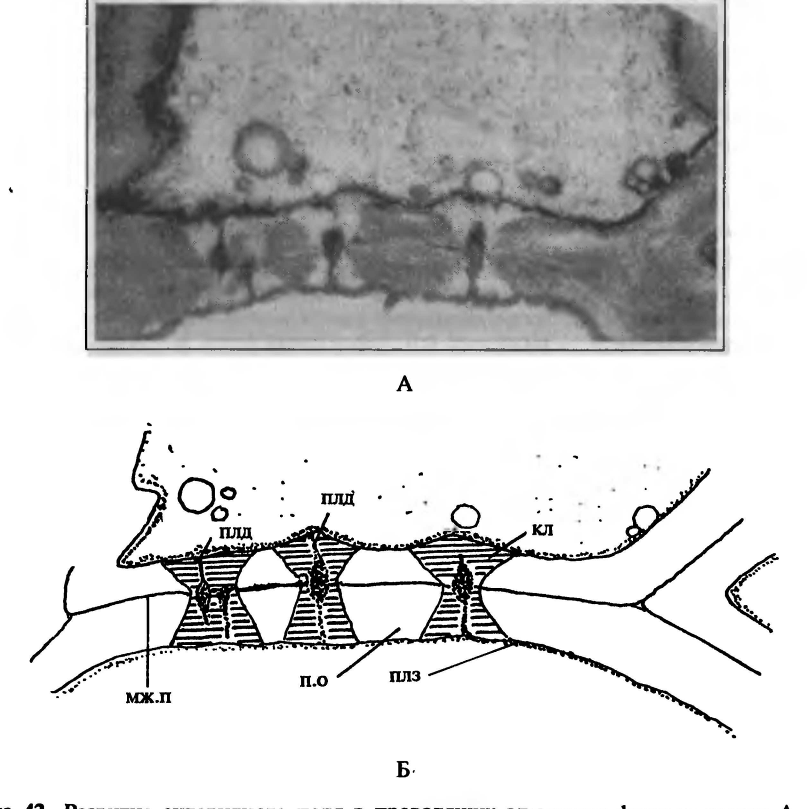


Рис. 42. Развитие ситовидного поля в проводящих элементах флоэмы клена: А — электронная микрография; Б — рисунок по микрографии.
Обозначения: кл — отложения каллозы, мж.п — межклеточная пластинка, плз — плазмалемма, плд — плазмодесмы, п.о — первичная оболочка

единиться в очень широкие канальцы, диаметр которых иногда достигает 15–30 мкм, как в ситовидных трубках айланта, ясеня, тыквы (рис. 43 А). Сформировавшееся ситовидное поле обычно окружено небольшим валиком оболочки.

Каллоза накапливается в области ситовидного поля в течение всей жизни проводящего элемента, в результате чего просветы канальцев постепенно сокращаются, а затем полностью закупориваются каллозой. Крупные отложения каллозы, закрывающие поверхность ситовидного поля или всей ситовидной пластинки, называют *мозолистыми телами* (рис. 43 Б). Такие ситовидные элементы, утратившие способность к проведению веществ, отмирают. У некоторых многолетних растений мозолистые тела со временем растворяются, но деятельность ситовидного элемента, естественно, не восстанавливается.

Накоплением в области ситовидных полей каллозы, а также разрушением ядра объясняется недолговечность ситовидного элемента, функционирующего у большинства растений в течение одного, реже — 1,5–2 вегетационных периодов. Исключение составляют многие папоротники, в корневищах которых ситовидные клетки остаются живыми несколько лет, и некоторые однодольные. Есть сведения, что у пальм ситовидные трубки сохраняют жизнеспособность в течение десятков лет. Большая, по сравнению с голосеменными и двудольными покрытосеменными, продолжительность жизни ситовидных элементов этих растений, возможно, связана с малым количеством в них каллозы.

Наряду с проводящими элементами флоэма обязательно содержит паренхимные клетки, которые, как и в ксилеме, расположены продольными однорядными тяжами, а у растений с мощным вторичным утолщением составляют также флоэмные, или лубяные лучи, представляющие собой продолжение ксилемных, или древесинных лучей.

По выполняемым функциям паренхимные клетки флоэмы двух типов: одни из них вместе с ситовидными элементами непосредственно участвуют в осуществлении транспорта органических веществ, а другие служат хранилищем веществ запаса и в какой-то степени регулируют интенсивность нисходящего тока.

Необходимость создания устойчивых комплексов проводящих и паренхимных клеток связана с особенностями дифференциации ситовидных элементов, в процессе которой, как уже было сказано, отмирает ядро, регулирующее деятельность любой живой клетки. Ситовидные клетки соединены с ассоциированными с ними паренхимными клетками полуситовидными, или односторонними полями, развивающимися из первичных поровых полей, но в стенке ситовидного элемента формируется ситовидное поле, а в стенке паренхимной клетки — обычная простая пора.

В отличие от безъядерных ситовидных элементов эти паренхимные клетки имеют крупные, нередко полиплоидные ядра, в них много митохон-

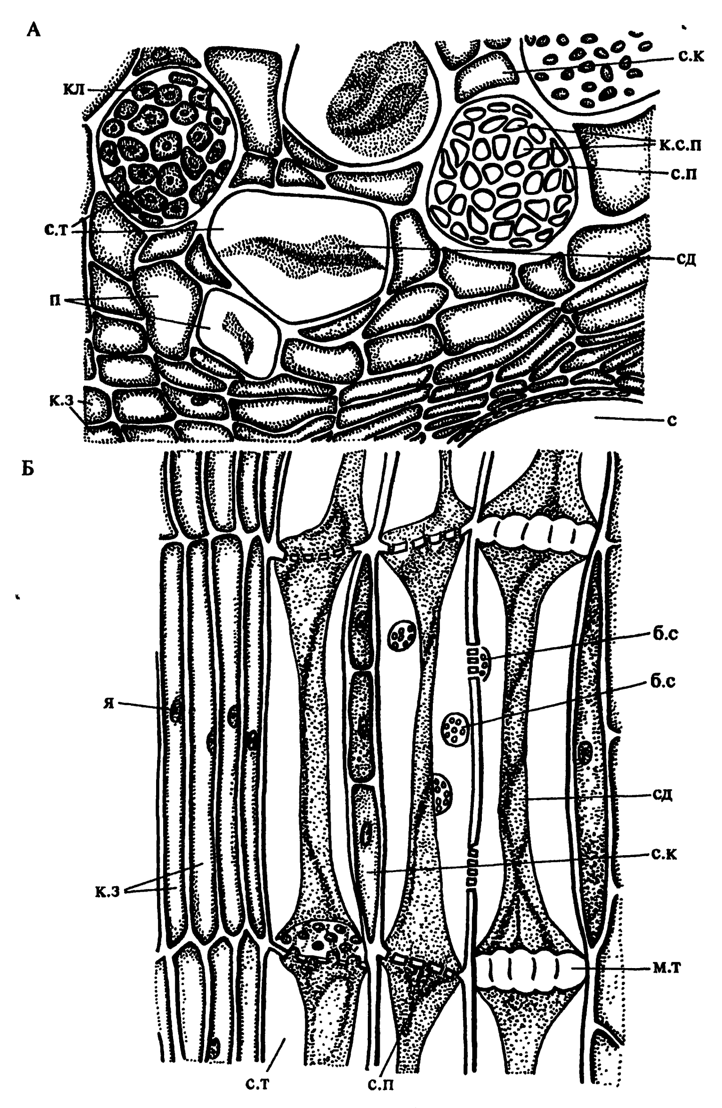


Рис. 43. Флоэма тыквы на поперечном (А) и продольном (Б) срезах. *Обозначения*: б.с — боковые ситовидные поля, к.з — камбиальная зона, кл — каллоза, к.с.п — канальцы ситовидного поля, м.т — мозолистое тело, п — паренхимные клетки, с — сосуд ксилемы, с.к — сопровождающие клетки, сд — содержимое ситовидных трубок, с.п — ситовидные пластинки в плане (А) и в разрезе (Б) с.т — ситовидные трубки, я — ядро

дрий с хорошо развитой системой внутренних мембран, что свидетельствует о функциональной активности этих органоидов, многочисленные рибосомы, есть пластиды, но без крахмальных зерен, встречается слизь. Вакуоли чаще всего мелкие. В этих клетках происходит активный синтез РНК, АТФ, часть которых по полуситовидным полям поступает в ситовидный элемент и используется в процессе передвижения веществ, требующем затраты энергии.

У споровых архегониальных растений такие функционально связанные с ситовидными элементами клетки, не имеющие специального названия, находятся среди клеток тяжевой продольной паренхимы. У голосеменных они могут быть как в тяжевой, так и в лучевой паренхиме (рис. 40 А). Э. Страсбургер, который впервые их описал в конце XIX века, назвал эти клетки *альбуминовыми* (*белковыми*). Впоследствии оказалось, что по содержанию белка они не отличаются от других паренхимных клеток флоэмы, поэтому их стали называть *клетками Страсбургера.*

У всех архегониальных растений ситовидные и паренхимные клетки развиваются из разных клеток прокамбия или производных камбия, то есть между ними нет онтогенетической связи.

У покрытосеменных эти специализированные паренхимные клетки называют *сопровождающими*, или *клетками-спутницами*. По одной или несколько они расположены вдоль каждого членика ситовидной трубки, составляя с ним очень устойчивый комплекс (рис. 41 Б–Г; 43 Б).

Членики ситовидной трубки и его сопровождающие клетки развиваются из одной инициальной клетки. В результате ее деления продольной перегородкой образуются 2 клетки: одна из них разрастается в ширину и дифференцируется в членик ситовидной трубки, другая, остающаяся узкой, становится сопровождающей клеткой, или, делясь поперечными перегородками, образует тяж сопровождающих клеток (рис. 41 Б, В). Длина этого тяжа равна длине членика ситовидной трубки или короче его. У некоторых однодольных исходная клетка может дать начало членику ситовидной трубки и 2–3 тяжам сопровождающих клеток, расположенным вдоль разных его стенок.

Таким образом, возможность передвижения по флоэме продуктов фотосинтеза основана на тесном взаимодействии ситовидных элементов и специализированных паренхимных клеток (сопровождающих клеток, клеток Страсбургера). После прекращения деятельности ситовидных трубок сопровождающие клетки отмирают, а клетки Страсбургера у многих растений остаются живыми и функционируют в качестве запасающих.

Флоэму, как и ксилему, делят на первичную и вторичную. Образуемая прокамбием первичная флоэма состоит из протофлоэмы и метафлоэмы, но четких критериев, позволяющих их разграничивать, нет. У многих растений ситовидные трубки протофлоэмы, по-видимому, не имеют сопровождающих клеток, а в метафлоэме каждый членик ситовидной труб-

ки ассоциирован с сопровождающими клетками, но число их меньше, чем у члеников ситовидных трубок вторичной флоэмы.

Как и ксилема, флоэма — ткань сложная. Наряду с проводящими и паренхимными элементами в ее составе могут быть также флоэмные, или лубяные волокна, которые развиваются из клеток прокамбия или производных камбиальных инициалей. Как правило, это мертвые клетки с толстыми одревесневшими оболочками.

Примером флоэмных волокон, оболочки которых не одревесневают, оставаясь целлюлозными, могут служить волокна льна, используемые в качестве прядильного материала. В местных капсулообразных расширениях полостей этих волокон сохраняется живое содержимое.

В стеблях многих травянистых растений волокна развиваются только в протофлоэме. В период верхушечного роста стебля они еще не дифференцированы и представляют собой живые тонкостенные клетки. Проводящие и паренхимные клетки протофлоэмы недолговечны, к окончанию роста органа они перестают функционировать, отмирают и облитерируются. Обычно после этого начинается дифференциация волокон протофлоэмы.

Понятия «флоэма» и «луб» равнозначны, так же как понятия «ксилема» и «древесина», однако в русской литературе термины «древесина» и «луб» обычно употребляют по отношению к древесным растениям. Совокупность всех тонкостенных элементов луба называют мягким лубом, а совокупность толстостенных одревесневших элементов — твердым лубом.

4.4. Трансфузионная ткань

Трансфузионная ткань, так же, как ксилема и флоэма, участвует в проведении веществ, но встречается только в листьях голосеменных растений. Она расположена либо вокруг проводящих пучков, как у сосны, либо отходящими от единственного пучка тяжами и погружена в мезофилл, как у ногоплодника (см. рис. 151 Д).

Трансфузионная ткань состоит из 2 типов тонкостенных клеток: обычных паренхимных и трансфузионных трахеид.

Паренхимные клетки живые с целлюлозными оболочками. Нередко они содержат смолистые вещества, таннины, крахмал. Некоторые клетки, прилегающие к флоэмной части пучка, крупноядерные с плотным цитоплазматическим содержимым. Функционально они сходны с альбуминовыми клетками флоэмы, или клетками Страсбургера.

Трансфузионные трахеиды — мертвые водопроводящие клетки с одревесневшими оболочками. Они могут быть как короткими, так и довольно длинными, особенно, если находятся в мезофилле и удалены от проводящего пучка. Некоторые из них имеют спиральные утолщения оболочек, но чаще в их стенках образуются окаймленные поры.

Трансфузионная ткань осуществляет связь между проводящими пучками и мезофиллом в передаче воды и продуктов фотосинтеза. Степень ее

развития во многом зависит от внешних условий. В листьях пихт, елей, приуроченных к влажным местообитаниям и обычно слабо транспирирующих, трансфузионной ткани немного. Напротив, в листьях сосен, растущих на солнечных открытых местах, активно транспирирующих, она хорошо развита.

5. Запасающие ткани

Органические вещества, синтезированные растением, расходуются не сразу. Значительная часть их откладывается в запас, при этом углеводы служат исходным материалом для образования других химических соединений. Их депонируют клетки запасающей ткани, которая, как и фотосинтезирующая ткань, принадлежит к системе тканей основной паренхимы. У однолетников ее обычно немного, у многолетников она особенно хорошо развита в специальных органах — корневищах, клубнях, луковицах, но встречается также в обычных стеблях и корнях. Запасные вещества откладываются в сердцевине и первичной коре, в клетках флоэмной и ксилемной паренхимы. Запасающая ткань составляет большую часть околоплодников сочных плодов. В семенах запасные вещества сосредоточены либо непосредственно в зародыше, как у бобовых, крестоцветных, тыквенных, либо в специализированных тканях — триплоидном эндосперме и/или диплоидном перисперме.

Клетки, запасающие органические вещества, обычно изодиаметрические, многогранные или округлые, живые, с мелкими простыми порами в оболочках. Особенности их строения связаны с тем, где локализуются накапливаемые ими вещества — в вакуолях, гиалоплазме, пластидах, оболочках.

В вакуолях, которые занимают большую часть полости клетки, накапливаются водорастворимые углеводы: *моносахариды*, представленные чаще всего глюкозой и фруктозой, *дисахариды* (сахароза) и некоторые *полисахариды*. Моно- и дисахариды содержатся в клетках плодов винограда, персика, арбуза, стеблей сорго, кукурузы, сахарозой богаты корнеплоды сахарной свеклы. Из полисахаридов наиболее распространен *инулин*, молекула которого состоит из гексоз (обычно α-фруктозы), с низким коэффициентом полимеризации — $(C_6H_{10}O_5)_{8-10}$. При действии спирта инулин образует игольчатые кристаллы, их скопления имеют вид сферы или ее части, поэтому их называют сферокристаллами (рис. 44 Б). Разрастание сферокристалла происходит вследствие отложения на его поверхности новых слоев плотно расположенных игольчатых кристаллов, ориентированных перпендикулярно поверхности сферы. Этим объясняется концентрическая и радиальная слоистость сферокристалла. Инулин характерен для запасающих тканей подземных органов сложноцветных, встречается он и у колокольчиков, а также у некоторых видов лука и гиацинта.

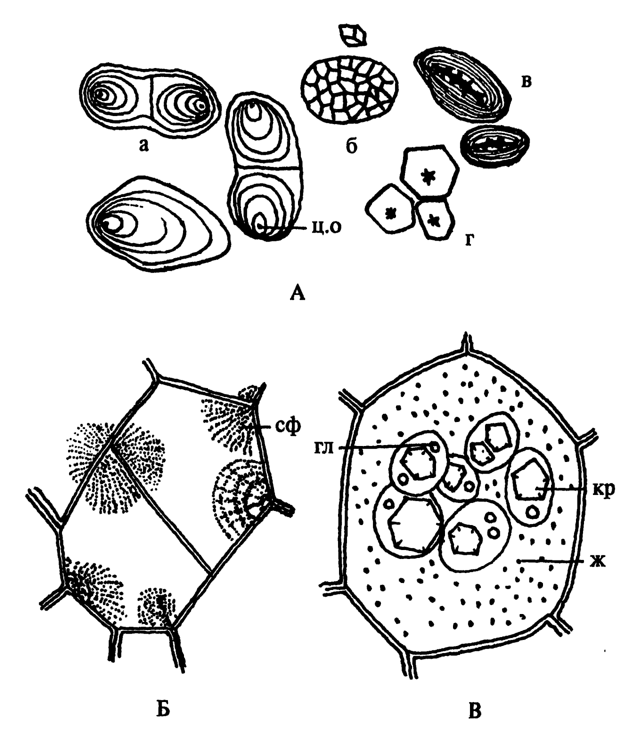


Рис. 44. Форма отложения запасных веществ в растительных клетках: А — зерна вторичного крахмала: а — простое, полусложное и сложное зерна из клеток клубня картофеля; б — сложное зерно из клеток эндосперма овса; в — простые мелкослойные зерна из клеток семядоли фасоли; г — зерна крахмала в клетках эндосперма риса; Б — сферокристаллы (сф) инулина в корневище девясила; В – сложные алейроновые зерна в клетке эндосперма клещевины и жировые капли.
Обозначения: гл — глобоид, ж — капли жира, кр — кристалл белка, ц.о — центр образования крахмального зерна

Нередко в клеточном соке растворены глюкозиды, например, амигдалин, который содержится в семенах миндаля, абрикоса и других розоцветных, гесперидин, которым богаты плоды цитрусовых.

В мелких вакуолях клеток запасающих тканей семян может накапливаться запасной белок — *алейрон*. При созревании семени, сопровождающимся его обезвоживанием, белок осаждается, образуя аморфную массу, окруженную тонопластом в виде высохшей пленочки. Так формируется алейроновое, или протеиновое зерно. Иногда в нем встречаются разные включения. В сложном алейроновом зерне клещевины в аморфный белок альбумин погружены глобоиды, представляющие собой кальциевые и магниевые соли инозитфосфорной кислоты, и кристаллы белка глобулина (рис. 44 В). У не-

которых зонтичных в алейроновых зернах находятся кристаллы оксалата кальция. При прорастании семя активно поглощает воду, которая поступает и в алейроновое зерно, способствуя его растворению. В итоге на месте алейронового зерна образуется вакуоль.

Из запасающих органоидов клетки наиболее важное значение имеют *амилопласты* — разновидность лейкопластов, осуществляющих вторичный синтез крахмала из водорастворимых сахаров, образующихся вследствие гидролиза ассимиляционного крахмала, создаваемого хлоропластами, и перемещающихся по флоэме. В отличие от хлоропластов с хорошо развитой системой внутренних мембран, в строме амилопластов их немного. Выросты внутренней оболочки пластиды вдаются в строму, образуя подобие кармана, в который поступают первые молекулы водорастворимых сахаров. Вторичный (запасной) крахмал, возникший вследствие их полимеризации, составляет центр образования будущего крахмального зерна (hilum). Вокруг него откладываются новые слои крахмала. Разрастаясь, крахмальное зерно растягивает строму пластиды. В зависимости от числа заложившихся центров крахмалообразования, в пластиде формируются простые или сложные зерна, последние могут состоять из очень большого числа мелких зернышек. Так, у некоторых видов амаранта, или щирицы, сложное зерно состоит из 15 000 простых зерен, в крупном сложном зерне овса их около 300. Размеры крахмальных зерен и их форма сильно варьируют. Очень крупные зерна характерны для запасающей ткани Петрова креста (275 мкм), клубней картофеля (145 мкм), очень мелкие (4–6 мкм) встречаются в клетках эндосперма риса (рис. 44).

Крахмальное зерно под микроскопом выглядит слоистым. Слоистость объясняется периодичностью отложения крахмала. Четко выраженная граница между слоями обусловлена различиями в показателях преломления света. Обводненные слои крахмала сильнее преломляют свет, чем плотные слои.

Крахмал по химической природе неоднороден. Его основу составляют амилоза и амилопектин, различающиеся строением молекул. Эти типы крахмала от действия раствора йода в водном растворе йодида калия становятся темно-синими. Крахмальные зерна могут содержать также и другие разновидности крахмала, представляющие собой продукты неполного гидролиза амилопектина. Это амилодекстрин и эритродекстрин, краснеющие от йода.

У некоторых растений лейкопласты накапливают белок — *протеин*. Такие пластиды называют протеинопластами. Интересное строение они имеют в клетках луковицы безвременника. Короткие игольчатые кристаллы протеина расположены в строме пластиды наподобие хвоинок на ветке ели.

Из других органоидов функцию запаса выполняют *сферосомы* — мелкие, обычно шаровидные тельца, в образовании которых участвует гладкая эндоплазматическая сеть. Сферосома, накапливающая липиды, или жиры, окружена липопротеидной мембраной, составляющей ее оболочку.

Гиалоплазма — жидкая фракция цитоплазмы, в которой размещены все органоиды, — накапливает *жиры* — сложные эфиры глицерина и жирных кислот. Жировые капли внешне сходны со сферосомами, но, в отличие от них, не ограничены мембраной и могут сливаться, заполняя промежутки между органоидами клетки. Жир — наиболее калорийный из всех запасных веществ. Не случайно около 90 % покрытосеменных имеют жиры в качестве основного продукта запаса семян, в которых они нередко составляют до 70 % сухого веса.

В семенах растений, произрастающих в странах с умеренным климатом (лен, мак, подсолнечник), преобладают жидкие жиры, в семенах тропических растений (кокосовая пальма, какао, мускатный орех) — твердые.

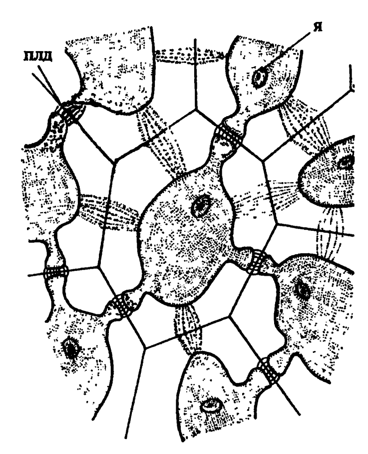


Рис. 45. Клетки эндосперма пальмы «слоновая кость» (*Phytelephas*) с отложением в оболочках гемицеллюлозы.
Обозначения: плд — плазмодесмы, я — ядро

Клетки запасающих тканей могут быть хранилищами не одного, а нескольких типов органических веществ. Так, семена гороха содержат крахмал и алейрон, семена клещевины — жир и алейрон. В зерновках злаков, семянках сложноцветных отложения алейрона и крахмала пространственно разделены. Оба типа веществ накапливаются в эндосперме, но алейрон сосредоточен в его наружном слое, который поэтому и называют алейроновым слоем, а крахмал заполняет остальные клетки эндосперма (см. рис. 256 Г, Д).

В оболочках нередко откладывается *гемицеллюлоза*, или *полуклетчатка*, что приводит к их значительному утолщению. Если гемицеллюлоза содержится во вторичной оболочке, то в клетках обычно видны крупные простые поры, как в эндосперме купены, если же они находятся в оболочке первичной, как в эндосперме хурмы, то стенки клеток пронизаны многочисленными плазмодесменными канальцами. Особенно богаты гемицеллюлозой первичные оболочки клеток эндосперма тропической пальмы фителефас (рис. 45). Зрелые семена ее настолько твердые, что их называют «растительной слоновой костью» и используют для мелких поделок.

Наряду с органическими веществами клетки могут запасать воду. Водозапасающие ткани характерны, главным образом, для растений аридного климата. В одних случаях клетки, содержащие воду, тонкостенные, живые с крупными вакуолями, в других случаях — мертвые, с одревесневающими оболочками.

Водозапасающая ткань, состоящая из живых клеток, нередко развивается в листьях и располагается в несколько слоев непосредственно под

эпидермой. Эти клетки могут быть производными эпидермы, как в листьях фикуса, или основной меристемы. В последнем случае водозапасающая ткань составляет *гиподерму*. Многослойная гиподерма характерна для листьев пеперомий, бромелий, ананаса. При подсыхании листа клетки теряют воду, объем их уменьшается, боковые (антиклинальные) стенки сморщиваются. Потеря гиподермой воды отражается на толщине листовой пластинки, которая становится тоньше. При восстановлении запаса воды клетки гиподермы возвращаются в исходное состояние.

К водозапасающей относят также ткань, клетки которой содержат *слизь*, хорошо удерживающую влагу. Слизь образуется либо в вакуолях, как у кактусов, либо в результате ослизнения всего протопласта.

Мертвые водозапасающие клетки представляют собой крупные трахеиды своеобразной формы. Их оболочки имеют спиральные или сетчатые утолщения и многочисленные поры. Такие трахеиды обычно контактируют с проводящими трахеидами, из которых они получают воду.

Функция запасания воды в некоторых случаях сопряжена с ее поглощением. Поэтому к водозапасающей ткани можно отнести и веламен — наружный покров воздушных корней некоторых тропических эпифитов, и гиалиновые клетки сфагновых мхов, и водозапасающие волоски, развивающиеся на эпидерме листьев некоторых растений.

Таким образом, запасающие ткани и отдельные клетки имеют неодинаковое происхождение, функцию запасания веществ могут выполнять клетки разных специализированных тканей.

6. Секреторные, или выделительные, ткани

В процессе обмена веществ образуются химические соединения разного физиологического значения. Одни из них используются растением в качестве конструктивного или запасаемого материала, другие накапливаются в особых вместилищах в виде балласта или выводятся из организма. Это могут быть первичные продукты метаболизма — углеводы, некоторые белки и гормоны — и вторичные продукты — терпеноидные соединения (эфирные масла, смолы, сапонины и др.), алкалоиды, флавоноиды, дубильные вещества. Кроме того, растения могут выделять и капельно жидкую воду.

В зависимости от способа освобождения от ненужных веществ клетки делят на *секреторные*, в которых вещества (секрет) остаются в самой клетке, и *экскреторные*, способные выделять вещества наружу: либо во внешнюю среду, либо в примыкающий к ним межклетник. Между этими двумя типами клеток нет больших различий, поэтому все клеточные структуры, осуществляющие функцию выделения, обычно относят к секреторным тканям.

В отличие от покровной, проводящей, фотосинтезирующей и других тканей, характеризующихся определенной локализацией в теле растения,

8 Зак. 53

секреторные структуры распределены более или менее диффузно и имеют разное происхождение: одни из них — производные протодермы (в этом случае их называют *экзогенными*), другие — производные основной меристемы, васкулярных меристем — прокамбия и камбия — или специализированных постоянных тканей, например, флоэмы (эти типы секреторных структур называют *эндогенными*). Гетерогенность секреторных структур сочетается с их большим морфологическим разнообразием и функциональной дифференциацией (табл. 3).

Формирование секреторных клеток опережает развитие окружающих тканей. Эти клетки имеют некоторое сходство с клетками меристем: они тонкостенны, соединены между собой немногочисленными плазмодесмами, богаты цитоплазматическим содержимым, содержат крупные ядра, лейкопласты. Степень развития других органоидов зависит от функциональных особенностей секреторных клеток.

Секреция — сложный процесс, состоящий из нескольких взаимосвязанных звеньев: образования веществ, используемых для синтеза секрета, их накопления, полимеризации, приобретения полученными соединениями специфических свойств, их удаление из клетки.

Поскольку исходным материалом для синтеза секрета служат белки, жиры и углеводы, в секреции участвуют разные клеточные органоиды, каждый из которых активно функционирует на определенном этапе этого процесса.

Если образование секрета связано с превращением углеводов, как в нектарниках и слизевых вместилищах, клетки обычно содержат многочисленные пластиды и хорошо развитый аппарат Гольджи; если секрет представляет собой терпеноидные соединения, как в смоляных ходах хвойных, клетки, наряду с пластидами, имеют обильную гладкую эндоплазматическую сеть; если секрет белковой природы, как в железках насекомоядных растений, клетки характеризуются хорошо развитой шероховатой эндоплазматической сетью и аппаратом Гольджи; в синтезе веществ, составляющих содержимое млечников, участвует, главным образом, эндоплазматическая сеть.

6.1. Экзогенные структуры

Гидатоды осуществляют выделение капельно жидкой воды (гуттацию) при низкой транспирации и высокой влажности почвы, поддерживая, таким образом, равновесие между поглощением воды и ее испарением. В простейших случаях гидатоды представляют собой одноклеточные или многоклеточные волоски, внешне сходные с обычными кроющими волосками.

Таблица 3

Типы секреторных структур высших растений

- **экзогенные**
  - Железистые волоски
  - Нектарники
  - Гидатоды
- **эндогенные**
  - одноклеточные
    - Кристаллоносные клетки
    - Слизевые клетки
    - Масляные клетки
    - Клетки с другими веществами
    - Млечники
  - многоклеточные
    - Млечники
    - Схизогенные смоляные, слизевые и камеденосные ходы
    - Лизигенные полости

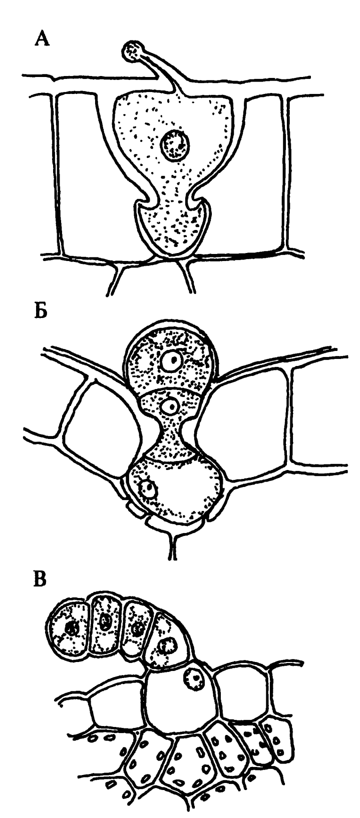


Рис. 46. Гидатоды: А — гонокариум; Б — черный перец; В — фасоль многоцветковая

Из одноклеточных гидатод интересно строение гидатоды гонокариума — растения из тропического семейства икациновых (рис. 46 А). Клетка состоит из 3 частей: внутренней, представляющей собой тонкостенный пузырек, служащий регулятором осмотического давления, средней — воронковидной, толстостенной, резко отграниченной от внутренней, и наружной, в виде сосочка, выступающего над поверхностью листа, с каналом посередине. Ослизняющаяся верхушка сосочка образует небольшую шишечку.

У многоцветковой фасоли (рис. 46 В) гидатоды, развивающиеся на нижней стороне листа, представляют собой 4-клеточный изогнутый волосок, отходящий от вздутой пузыревидной эпидермальной клетки. Все клетки крупноядерные, богатые цитоплазматическим содержимым, с хорошо развитой вакуолярной системой. Выделение воды происходит через тонкие стенки.

У черного перца (рис. 46 Б) и некоторых других растений гидатоды имеют вид головчатых волосков, расположенных в углублениях листовых пластинок. Волосок состоит из 3 этажей клеток, в основании находятся одна или несколько собирающих клеток. Их внутренние стенки, граничащие с клетками мезофилла, утолщены и имеют поры, а наружная стенка, смежная со стенкой единственной клетки среднего этажа, тонкая. Полость этой клетки резко сужена в середине, так как в этом месте ее стенки сильно утолщены и образуют твердое кольцо, окружающее канал, соединяющий обе части клетки. Верхний этаж — головка — состоит из одной или нескольких тонкостенных выделяющих клеток. Наружные стенки клеток головки покрыты тонкой кутикулой, которая наверху разрывается под давлением сильно набухающей вследствие ослизнения стенки.

У некоторых папоротников гидатоды представляют собой группы тонкостенных, богатых цитоплазматическим содержимым, крупноядерных, вакуолизированных клеток, находящихся в углублениях листовых пластинок. Гидатоды соприкасаются с трахеидами подходящего вплотную к эпидерме ответвления проводящего пучка.

У многих растений гидатоды онтогенетически связаны с устьицами. Замыкающие клетки таких водяных устьиц обычно крупнее, чем у обычных, и имеют тонкие стенки. У ряда растений их протопласты рано отмирают, и замыкающие клетки теряют способность к регуляции размеров устьичных щелей. В этом случае они всегда широко открыты, как, например, у ржи и настурции.

Часто под подустьичной полостью расположена *эпитема* — рыхлая паренхимная ткань, сложенная тонкостенными живыми крупноядерными клетками. К эпитеме подходит ответвление проводящего пучка, состоящее из спиральных трахеид. Вода из них попадает в эпитему, затем — в подустьичную полость и через устьичную щель выделяется наружу. Гидатоды такого строения встречаются на листьях земляники, лютика, фуксии, примулы (рис. 47) и других растений. Утром на листьях этих растений можно видеть капельки воды.

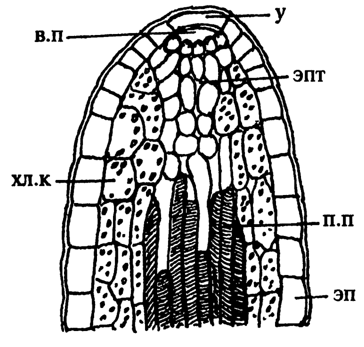


Рис. 47. Гидатода примулы. *Обозначения*: в.п — водоносная полость, п.п — проводящий пучок, у — устьице, хл.к — хлорофиллоносные клетки, эп — эпидерма, эпт — эпитема

Особенно сильная *гуттация* свойственна тропическим и субтропическим растениям. У одного из видов таро (колоказии) гидатода, находящаяся на верхушке листовой пластинки, выделяет до 200 капель воды в минуту, за ночь — около 100 $см^3$. Активно выделяют воду, создавая впечатление дождя, листья некоторых цезальпиний. Из растений, живущих в областях с умеренным климатом, обильная гуттация свойственна листьям ивы ломкой. У многих древесных пород, например, смородины, черемухи, гидатоды со временем засыхают вместе с зубчиками листьев.

Эпитема имеет важное значение не только для перемещения воды к устьицу, но и для защиты растения от больших потерь минеральных веществ, растворенных в воде. Мелкоклеточная эпитема, выстилающая подустьичную щель, играет роль фильтра, задерживающего часть этих веществ. Однако у некоторых камнеломок гидатоды вместе с водой выделяют большое количество извести, образующей твердый осадок на поверхности листа.

Железистый волосок состоит из одно- или многоклеточной ножки и более или менее шаровидной головки, которая также может быть одно- или многоклеточной (рис. 25 А–Г). Клетки головки синтезируют эфирные масла, которые проходят через наружную стенку клетки и скапливаются под кутикулой, приподнимая ее. При накоплении очень большого количества эфирного масла кутикула, не выдержав его давления, разрывается, масло выходит наружу. Обычно при этом клетки отмирают, лишь в редких случаях

кутикула регенерирует. У красавки конечная клетка волоска отпадает вследствие ослизнения стенки, соединяющей ее с клеткой ножки.

Пельтатные железки отличаются от пельтатных (чешуйчатых) волосков, главным образом, тем, что развиваются не только из эпидермальных, но и из субэпидермальных клеток. В большинстве случаев они формируются очень рано и начинают функционировать еще до завершения развития несущего их органа. Пельтатные железки березы повислой имеют вид «бородавок», находящихся на поверхности молодых стеблей, листьев, почечных чешуй. Они состоят из наружных (выделительных) палисадных клеток и 2–3 слоев внутренних паренхимных клеток. Эти железки выделяют эфирное масло, а также терпены и флавоноиды. В отличие от трихом при сдирании эпидермы они остаются на поверхности органа.

Эфирные масла выделяют также железки черной смородины, которые имеют блюдцевидную форму и соединены с эпидермой очень короткой ножкой. У тополя душистого железки расположены на зубцах листьев. Это группы эпидермальных клеток, дифференцированных в своеобразную палисадную ткань, вплотную к которой подходит проводящий пучок.

На кроющих почечных чешуях многих древесных растений развиваются железки, выделяющие вещества, склеивающие почечные чешуи, что имеет важное значение для предохранения внутренней части почки от зимнего холода. Эти образования морфологически очень разнообразны. У конского каштана, например, на кроющих чешуях образуются более или менее головчатые железки, а на прилистниках — железки, вытянутые в длину. В обоих случаях в железистый эпителий превращены клетки эпидермы.

Солевые железки многих растений, растущих на засоленных почвах, выделяют избыток минеральных веществ, поступающих в надземные органы с транспирационным током, осуществляемым ксилемой. Эту функцию выполняют морфологически разные образования, не связанные с проводящей системой органа. Обычно они расположены в углублениях листьев, но иногда выступают над их поверхностью. Солевые железки встречаются у представителей семейств свинчатковых, вербеновых, злаков.

Гидропоты, характерные для листьев некоторых водных растений, — особые эпидермальные клетки или группы клеток, богатых цитоплазматическим содержимым. Они могут служить и для поглощения, и для выделения воды.

Большой интерес представляют *железки*, секретирующие нектар, слизь, пищеварительные соки у *насекомоядных*, или *хищных растений*.

У жирянки, например, 2 типа секреторных структур: длинные *ловчие волоски*, выделяющие слизь, и *пищеварительные волоски*, состоящие из основания, короткой ножки и 8–12-клеточной головки. При раздражении, вызванном попавшим на лист насекомым, эти железки начинают секретировать ферменты, способствующие перевариванию органических веществ.

Железистые волоски на листьях росянки (рис. 48) состоят из многоклеточной ножки и овальной головки. Из ножки в головку входит проводящий

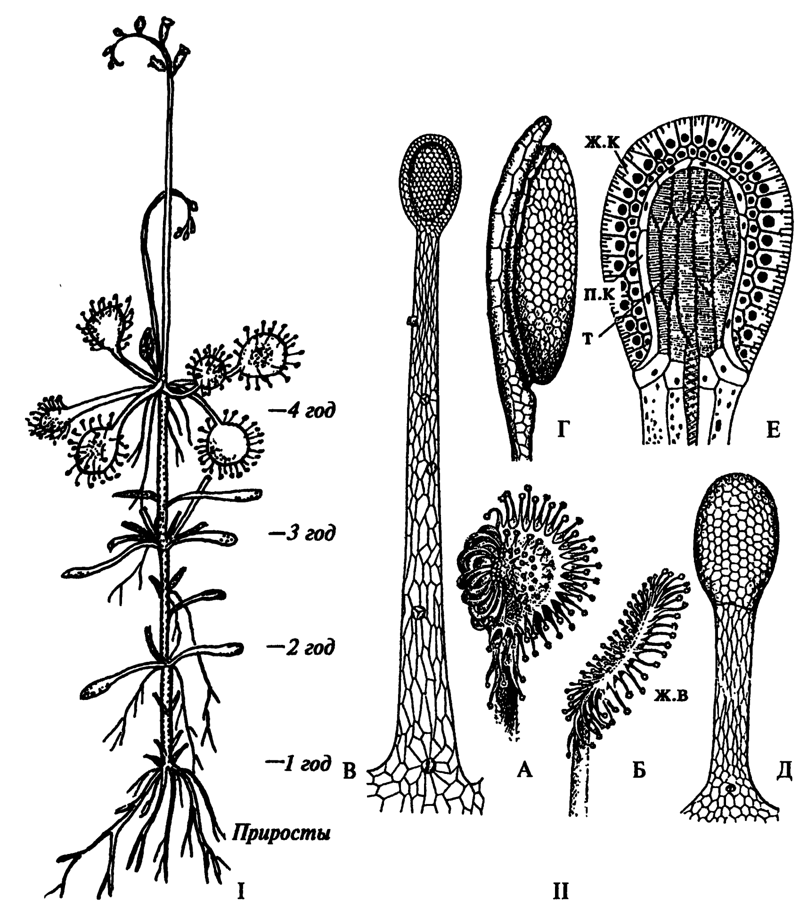


Рис. 48. Росянка: I — общий вид растения с ежегодными приростами; II — детали строения ловчего листа. А — лист с пойманным насекомым; Б — верхняя сторона ловчего листа; В, Д — железистые волоски; Г — головка железистого волоска сбоку; Е — головка волоска в продольном разрезе.
Обозначения: ж.в — железистые волоски; ж.к — крупноядерные железистые клетки, составляющие двухслойный покров, п.к — паренхимные клетки, т — трахеиды

пучок из спиральных трахеид, так как секреторная деятельность волоска требует поступления большого количества воды. Комплекс трахеид окружен 3 слоями клеток, внутренний из которых играет роль защитного влагалища, а наружные функционируют как секреторные.

У тропического непентеса (рис. 49) железки, находящиеся внутри кувшинчатого органа листового происхождения, имеют многоклеточное стро-

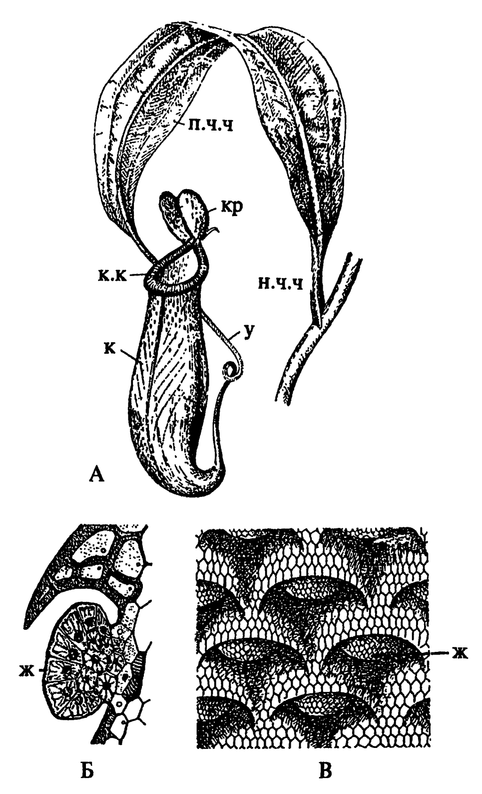


Рис. 49. Ловчий лист непентеса: А — общий вид листа; Б, В — железки внутри кувшинчика сбоку (Б) и в плане.
Обозначения: ж — железки, к — кувшинчик, к.к — край кувшинчика, кр — крышечка, н.ч.ч — нижняя часть черешка, п.ч.ч — пластинчатая часть черешка, у — усиковидно закрученная часть черешка

ение (рис. 49 Б) и погружены в ямки (рис. 49 В), образованные эпидермой. К основанию такой железки подходит проводящий пучок.

У всех хищных растений секреторные клетки имеют плотный протопласт, богатый белковыми веществами, крупные, иногда полиплоидные ядра. В активном состоянии они слабо вакуолизированы.

Нектарники выделяют сахаристую жидкость — *нектар*. *Флоральные* (от лат. flos (floris) — цветок) нектарники развиваются в цветках — чаще всего в основании завязи, тычинок, на лепестках, и служат для привлечения животных-опылителей. *Экстрафлоральные* (от лат. extra — вне) нектарники образуются на вегетативных органах — стеблях, листьях, прилистниках, а также на цветоножках и осях соцветий.

Нектарники морфологически очень разнообразны: дисковидные, головчатые, чашевидные, нитевидные. Они состоят из секреторных, покрытых кутикулой эпидермальных, а в некоторых случаях и субэпидермальных клеток, богатых цитоплазматическим содержимым. К ним примыкает проводящая ткань, так как сахара, выделяемые нектарниками, поступают в них из флоэмы. Нектарники по строению занимают промежуточное положение между наружными железками и гидатодами. Нектар выделяется либо через оболочки клеток и покрывающую их тонкую кутикулу, либо через специальные устьица без околоустьичных клеток.

6.2. Эндогенные структуры

Масляные, слизевые клетки, как и клетки, заполненные красящими, дубильными и другими веществами, обычно представляют собой одиночные или собранные в небольшие группы тонкостенные идиобласты, находящиеся в разных тканях: эпидерме, паренхиме, флоэме.

Масляные клетки на ранних стадиях развития имеют обильное цитоплазматическое содержимое и крупное ядро. При накоплении большого количества масла ядро и цитоплазма дегенерируют, оболочка клетки нередко опробковевает. Масляные клетки характерны для представителей семейств кирказоновых, лавровых, перечных и других.

Слизевые клетки заполнены слизью, возникающей вследствие химического перерождения всего протопласта. Более или менее шаровидные слизевые клетки обычны для кактусовых, мальвовых, липовых, характерны они и для вторичной флоэмы пихты, в первичной коре ее молодых побегов они имеют шланговидную форму.

Мирозиновые клетки, заполненные ферментом мирозином, свойственны вегетативным органам крестоцветных, перечных, резедовых. Мирозин участвует в образовании горчичного масла.

Кристаллоносные клетки (рис. 50) встречаются в вегетативных и репродуктивных органах очень многих растений. Чаще всего они содержат кристаллы щавелевокислого кальция (*оксалат кальция*). В процессе жизнедеятельности в клетках образуется щавелевая кислота ($H_2C_2O_4$), которая нейтрализуется путем связывания ее ионами кальция. Кристаллизация оксалата кальция происходит в вакуолях. Кристаллы моногидрата оксалата кальция ($CaC_2O_4 \cdot H_2O$) бывают изодиаметрической, палочковидной или ромбоэдрической формы, кристаллы дигидрата ($CaC_2O_4 \cdot 2H_2O$) — обычно призматические, часто двойные, как в клетках пленчатых наружных чешуй луковицы лука (рис. 50 А). Особенно широко распространены звездчатые сростки кристаллов — *друзы* (рис. 50 Б). Игольчатые кристаллы — *рафиды* — собраны в плотные пачки, окруженные слизистым чехлом (рис. 50 В). Они встречаются у представителей семейств виноградовых, бальзаминовых, орхидных. Некоторые одиночные кристаллы в процессе развития сильно разрастаются в длину, прорывая тонопласт, окружающий вакуоль. Протопласты

7 Зак. 53

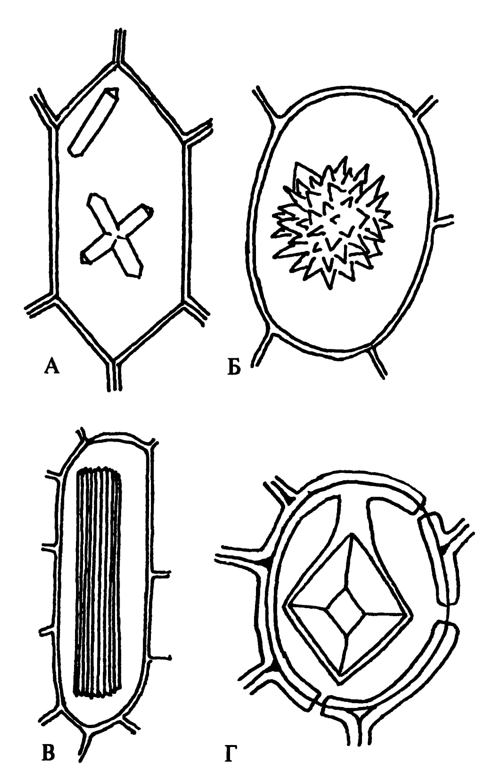


Рис. 50. Отложения оксалата кальция: А — одиночный и двойниковый кристаллы в клетках чешуи лука; Б — друза в клетке стебля ревеня; В — рафиды в клетке стебля винограда; Г — кристалл, сросшийся с оболочкой клетки листа лимона

таких клеток обычно отмирают, и клетки, утратившие тургор, сдавливаются окружающими клетками. В этих случаях возникает впечатление, что кристаллы, называемые *стилоидами*, находятся в межклетниках. Иногда кристаллы обрастают оболочкой клетки, как в листьях цитрусовых (рис. 50 Г).

Оксалат кальция может откладываться в клетках в виде очень мелких кристалликов разной формы. Их совокупность называют *кристаллическим песком*. Его много в клетках листьев красавки, во флоэмной паренхиме ясеня, бузины. Кристаллическим песком инкрустированы стенки гистологических элементов вторичной флоэмы некоторых хвойных, например, тисса, араукарии.

Часто в клетках откладывается углекислый кальций. В листьях фикуса, имеющих трехслойную эпидерму, некоторые клетки ее внутреннего слоя очень крупные и содержат гроздевидное тело — *цистолит* (см. рис. 144). Такие клетки называют *литоцистами*. От наружной стенки литоциста внутрь

полости отходит мешковидный вырост, сидящий на ножке. Он заполняется известью, которая откладывается также на его поверхности в виде сосочков. Ножка цистолита инкрустирована кремнеземом. Цистолиты разной формы встречаются у представителей семейств крапивных, бурачниковых, тыквенных и других.

В коротких эпидермальных клетках листьев злаков, как уже было упомянуто, образуются кремниевые тельца.

Многоклеточные секреторные структуры выделяют вещества в межклетники, имеющие вид длинных каналов, ходов, либо замкнутых мешковидных или сферических полостей, часто называемых люками. В зависимости от способа образования межклетников, эти секреторные вместилища делят на схизогенные, лизигенные и схизо-лизигенные.

Схизогенные (от греч. schizeo — разделяю) межклетники возникают вследствие разрушения соединяющего клетки пектинового слоя. После образования межклетника разошедшиеся клетки либо непосредственно превращаются в однослойный эпителий, либо предварительно делятся тангентальными перегородками, и эпителиальными становятся клетки внутреннего слоя (рис. 51).

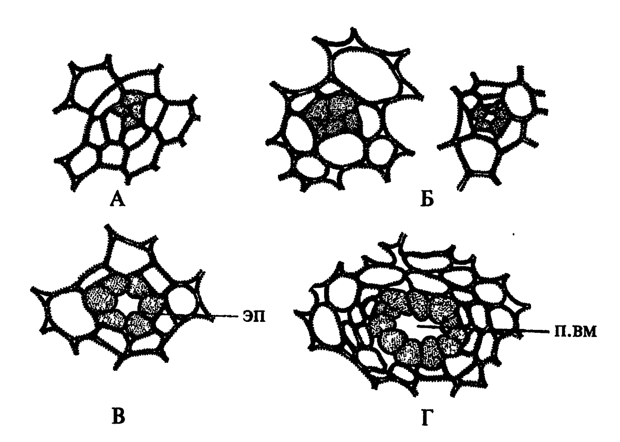


Рис. 51. Разные стадии развития схизогенного вместилища выделений в стебле подсолнечника.
Обозначения: п.вм — полость вместилища, эп — эпителиальные клетки

У зонтичных эпителиальные клетки продуцируют летучие терпены, в смоляных ходах хвойных образуются вязкие бальзамы, а у некоторых папоротников, саговников, представителей семейства аралиевых — слизь.

Нередко секреторные структуры имеют травматическое происхождение, например, смоляные ходы в древесине кедра, а также камеденосные ходы, формирование которых связано с гуммозом, приводящим к образованию сложных и химически разнообразных веществ, относимых к камедям.

Схизогенные вместилища представляют собой характерную особенность семейства зверобойных. Их содержимое, в котором есть смолы и камеди, может быть белым, желтым, зеленоватым или окрашенным темным либо красным пигментом, как у зверобоя.

Лизигенные (от греч. lysis — растворение) вместилища выделений возникают вследствие растворения группы клеток, обособившихся внутри какой-либо ткани. Эти клетки богаты цитоплазмой. Их деления приводят к появлению небольшого очага мелких клеток, вырабатывающих секрет. Впоследствии оболочки клеток растворяются, и на их месте формируется полость, заполненная секретом, а также остатками протопластов и оболочек. В дальнейшем могут растворяться и клетки, окружающие эту полость, размеры которой в связи с этим увеличиваются. Лизигенные вместилища встречаются в листьях эвкалипта, руты, в околоплодниках цитрусовых (рис. 52).

Для вторичной флоэмы хвойных из семейства кипарисовых характерны смоловместилища, развитие которых начинается схизогенно, а дальнейшее увеличение их размеров осуществляется путем лизиса окружающих клеток. Такие вместилища называют схизо-лизигенными.

Млечники — одноклеточные или многоклеточные эндогенные структуры, из которых при повреждении органов растений вытекает содержимое — *млечный сок* в виде бесцветной, прозрачной (как у олеандра, шелковицы), белой (как у молочая, одуванчика, фикуса), желтой (как у чистотела) и даже красной жидкости (как у сангвинарии из семейства маковых, произрастающей на Атлантическом побережье Северной Америки).

Млечники выявлены у 12 500 видов из 900 родов двудольных и однодольных растений. Различают нечленистые и членистые млечники.

Нечленистые млечники одноклеточные, они встречаются у молочайных, кутровых, ластовневых. Лучше всего их развитие изучено у молочая, у которого они появляются еще в зародыше в виде одной или нескольких клеток, которые растут, ветвятся, проникая практически во все части зародыша, кроме конуса нарастания (рис. 53 А). От окружающих клеток развивающиеся млечники отличаются сравнительно небольшим количеством цитоплазматического содержимого и крупными ядрами. По мере развития межклетника его ядро делится, и млечник становится многоядерным. Сформировавшиеся млечники молочая имеют слегка утолщенные оболочки, богатые пектиновыми веществами, пор в них мало, с окружающими их паренхимными клетками они соединены плазмодесмами. Млечники локализуются в разных частях взрослых растений: в первичной коре, сердцевине, первичной флоэме, из которой их ответвления проникают во вторичную флоэму.

У некоторых растений, например, у барвинка малого, встречаются нечленистые млечники в виде длинных прямых трубок.

Членистые млечники состоят из нескольких трубчатых клеток, соединенных в однорядные тяжи. Конечные стенки клеток частично или полностью

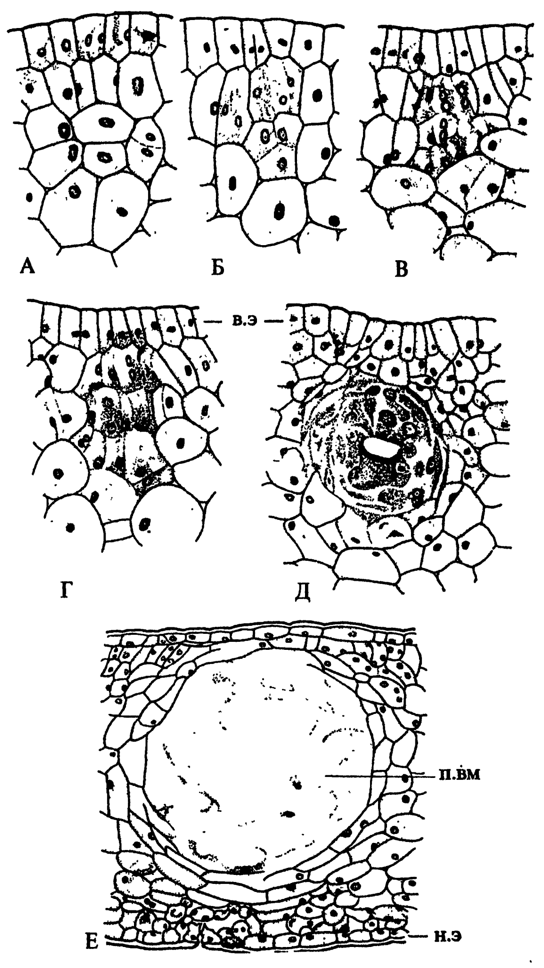


Рис. 52. Разные стадии развития лизигенного вместилища выделений в листе цитруса. *Обозначения*: в.э — верхняя эпидерма, н.э — нижняя эпидерма, п.вм — полость вместилища

разрушаются, как в члениках сосудов. Поэтому часто млечники такого типа называют млечными сосудами.

Членистые млечники могут быть более или менее изолированными один от другого, как у лука, или соединенными анастомозами в сложные сетчатые структуры, как у козельца из семейства сложноцветных (рис. 53 Б). Членистые млечники, как и нечленистые, — многоядерные, но это следствие не деления ядер, а соединения протопластов составляющих их млечных

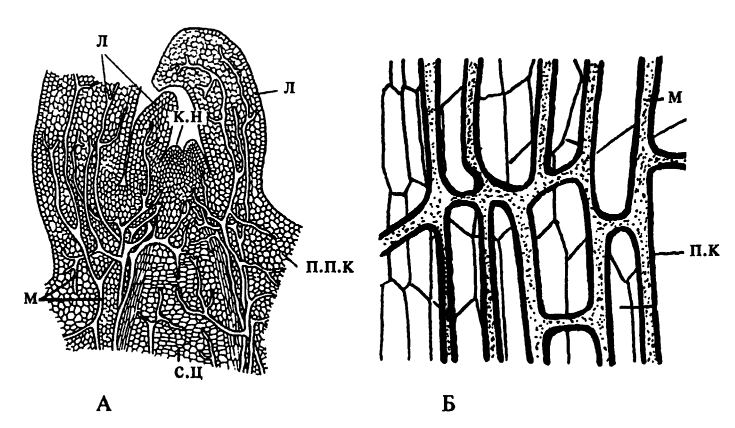


Рис. 53. Млечники: А — нечленистые млечники молочая; Б — членистые млечники козельца.
Обозначения: к.н — конус нарастания побега, л — зачатки листьев, м — млечники, п.к — паренхимные клетки, п.п.к — паренхима первичной коры, сц — сердцевина

клеток. Поэтому членистые млечники представляют собой *синцитии* (от греч. syn — вместе и kytos — клетка). Этот термин используют для обозначения многоядерных образований, возникающих вследствие исчезновения оболочек и слияния протопластов первоначально обособленных клеток.

Млечники встречаются в разных органах: у сложноцветных, например, их много в корнях и стеблях, у мака — в листьях и коробочках.

Млечный сок называют *латексом*. Его состав специфичен для каждого вида растений. Это эмульсия, водонерастворимую часть которой составляют каучук, гуттаперча, политерпены, а водорастворимую — некоторые органические кислоты, сахара, таннины, алкалоиды и другие вещества. Нередко в млечниках встречаются крахмальные зерна своеобразной формы, кристаллы оксалата кальция.

Особенно важное значение имеет клеточный сок мака снотворного, служащий источником получения наркотических веществ и многих других лекарственных препаратов. Большую ценность имеют млечный сок гевеи, содержащий 40–45 % каучука, и эвкомии, богатый гуттаперчей.

Роль млечников в жизни растений недостаточно ясна. Предполагают, что млечники участвуют в передвижении веществ. Вероятно, не случайно у многих растений они расположены во флоэме. Их считают также структурами, запасающими питательные вещества, но, как правило, мобилизация этих веществ осуществляется очень трудно, а каучук вообще не вовлекается в метаболизм. Млечники рассматривают также как своеобразные регуляторы водного режима. Это отчасти подтверждается тем, что количество латекса увеличивается в дождливую погоду, а в жаркую, когда растение активно

транспирирует, — понижается. Участие млечников в осуществлении всех этих функций вполне допустимо, но экспериментального подтверждения оно еще не нашло. В настоящее время широко распространен взгляд на млечники как на типичные секреторные структуры, накапливающие продукты, не способные проходить сквозь клеточные оболочки. Вещества, содержащиеся в млечном соке, возможно, служат для защиты растения от поедания животными.

Таким образом, наличие большого разнообразия секреторных структур и их участие в выделении веществ или исключении из метаболизма путем внутриклеточного накопления, имеют важное значение для нормальной жизнедеятельности растений. Не случайно поэтому секреторные структуры формируются обычно раньше окружающих их тканей, и ко времени дифференциации последних они уже готовы к осуществлению функции выведения из клеток или из организма ненужных для него продуктов. К выделению веществ наружу способны только экзогенные структуры протодермального происхождения (железистые волоски, железки, гидатоды), эндогенные вместилища осуществляют либо внутриклеточное накопление веществ (разные одноклеточные идиобласты, млечники), либо они выделяют эти вещества в межклетники (схизогенные и лизигенные вместилища), но в обоих случаях секретируемые вещества остаются в теле растения.

7. Воздухоносные ткани, или ткани проветривания

Газообмен — неотъемлемая часть обмена веществ любого живого организма. Он составляет основу дыхания, а у автотрофных растений определяет также возможность осуществления фотосинтеза.

Водные растения поглощают растворенные в воде кислород и углекислый газ всей поверхностью тела через тонкие оболочки клеток. У наземных растений воздух, содержащий необходимые для жизни газообразные вещества, проникает внутрь тела через устьица и чечевички и распространяется по системе межклетников, наличие которых характерно для любой живой ткани, но размеры межклетников могут быть разными.

На ранних стадиях развития практически все ткани состоят из плотно сомкнутых многогранных клеток, которые впоследствии немного округляются. При дальнейшем росте клеток в местах их расхождения образуются межклетники, которые, постепенно увеличиваясь, могут соединяться в длинные межклетные ходы, составляющие сложную сеть, или формировать более или менее изолированные крупные воздухоносные полости.

По способу образования межклетники составляют 3 группы: схизогенные, лизигенные и обычно наиболее крупные *рексигенные*, формирующиеся в результате разрыва тканей. Если они возникают в сердцевине, стебель становится полым, как у многих злаков, зонтичных, хвощей.

Для водных и наземных растений, обитающих при избыточном увлажнении, характерна специализированная воздухоносная ткань — *аэренхима*. Она состоит из клеток с тонкими, нежными стенками, на поверхностях которых, обращенных к межклетнику, нередко образуется слой слизи. Клетки имеют постенный слой цитоплазмы с ядром и многочисленными лейкопластами. Центральную часть клетки занимает вакуоль с водянистым клеточным соком.

Аэренхима — производная основной меристемы или меристемы, аналогичной феллогену. В первом случае округлые клетки аэренхимы составляют трехмерную сеть, ячеи которой представляют собой крупные воздухоносные полости. В черешках листьев белой кувшинки и желтой кубышки в «узлах» этой сети находятся разветвленные клетки с толстыми одревесневшими оболочками, инкрустированными песком оксалата кальция. Эти клетки укрепляют стенки воздухоносных полостей. У осок, ситников, некоторых влаголюбивых злаков клетки аэренхимы звездчатые, между их лучами находятся межклетники (см. рис. 172, 173, 174 Б).

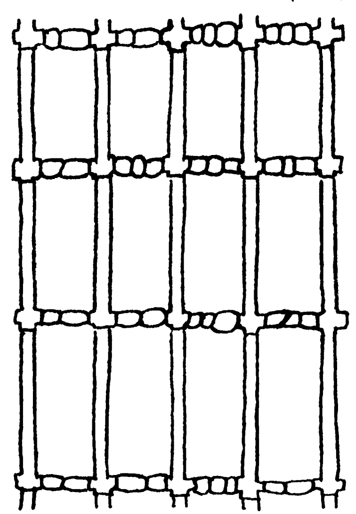


Рис. 54. Аэренхима декодона

У декодона и в дыхательных корнях жюссеи аэренхима возникает из феллогеноподобной меристемы (рис. 54, 201 В), которая закладывается в поверхностном слое органа или глубже. Ее клетки делятся в тангентальной плоскости, как и клетки обычного феллогена, откладывая наружу два типа клеток: одни из них сильно разрастаются в радиальном направлении, образуя стенки воздухоносных камер, другие, находящиеся между ними, не удлиняются и составляют тангентальные стенки этих камер. В отличие от клеток типичной феллемы, оболочки клеток такой перидермальной аэренхимы не опробковевают и остаются живыми.

Воздух, содержащийся в межклетниках аэренхимы, используется для дыхания, а водным растениям, кроме того, придает плавучесть.

Аэренхима встречается также в лепестках многих растений. Если клетки не содержат пигментов, как у кувшинки, некоторых сортов розы, такие лепестки имеют снежно-белый цвет, так как содержащийся в межклетниках воздух отражает весь спектр падающих на цветок солнечных лучей. При отмирании клеток содержимое их вакуолей инфильтрируется в межклетники, вытесняя находившийся в них воздух, белый цвет исчезает, лепестки становятся прозрачными. Из аэренхимы состоят также белые околоплодники снежноягодника, свидины и других растений.

Наличие аэренхимы в уплощенных осях и листочках обертки корзинок сложноцветных свидетельствует, по мнению ряда ученых, о происходящих в них интенсивных метаболических процессах.

8. Механические ткани

Ориентация всех органов наземных растений, способствующая выполнению присущих им функций, способность противостоять разным механическим нагрузкам и предохранение от повреждений достигается взаимодействием всех органов и тканей, из которых важную роль играют специальные механические ткани, называемые также опорными и арматурными.

У водных растений потребность в этих тканях невелика или ее нет, так как вода, плотность которой во много раз больше плотности воздуха, хорошо поддерживает их тела. У небольших растений, живущих во влажных условиях, механические ткани тоже плохо развиты. Прочность этих растений в большой степени определяет упругость оболочек составляющих их живых клеток, насыщенных водой. Дополнительная прочность достигается развитием ксилемы, состоящей из толстостенных одревесневших элементов. Одревеснение, первоначально свойственное только элементам ксилемы, впоследствии распространилось и на оболочки клеток других тканей, приобретших в связи с этим твердость, но утративших эластичность. Этот процесс, которому предшествовало утолщение оболочек, и определил появление в эволюции растений специализированной механической ткани — *склеренхимы* (от греч. scleros — твердый и enchyma — ткань), наиболее широко распространенной в растительном мире. Другая механическая ткань — *колленхима* (от греч. kolla — клей), обусловливающая упругость молодых растущих органов, характерна, главным образом, для двудольных покрытосеменных растений.

Обе механические ткани характеризуются плотным смыканием клеток и сильным утолщением их оболочек. Однако эти ткани существенно различаются другими признаками.

Колленхима (рис. 55 А–В) — производная основной меристемы. Она имеет важное значение для растущих органов, так как ее клетки способны к растяжению. Встречается колленхима в однолетних стеблях и листьях, в сочленениях между черешками и листочками сложных листьев бобовых и других растений. Она состоит из паренхимных, слегка вытянутых в длину, или типичных прозенхимных клеток, длиной до 2 мм, заостренных на концах. Клетки колленхимы живые, долго сохраняющие способность к делению, обычно они содержат хлоропласты, поэтому участвуют в фотосинтезе. По характеру утолщений клеточных оболочек различают 3 типа колленхимы: *уголковую*, *пластинчатую* и *рыхлую*.

В уголковой колленхиме утолщены стенки в углах многогранных клеток (рис. 55 А). Такая колленхима встречается в стеблях тыквы, щавеля, гречихи

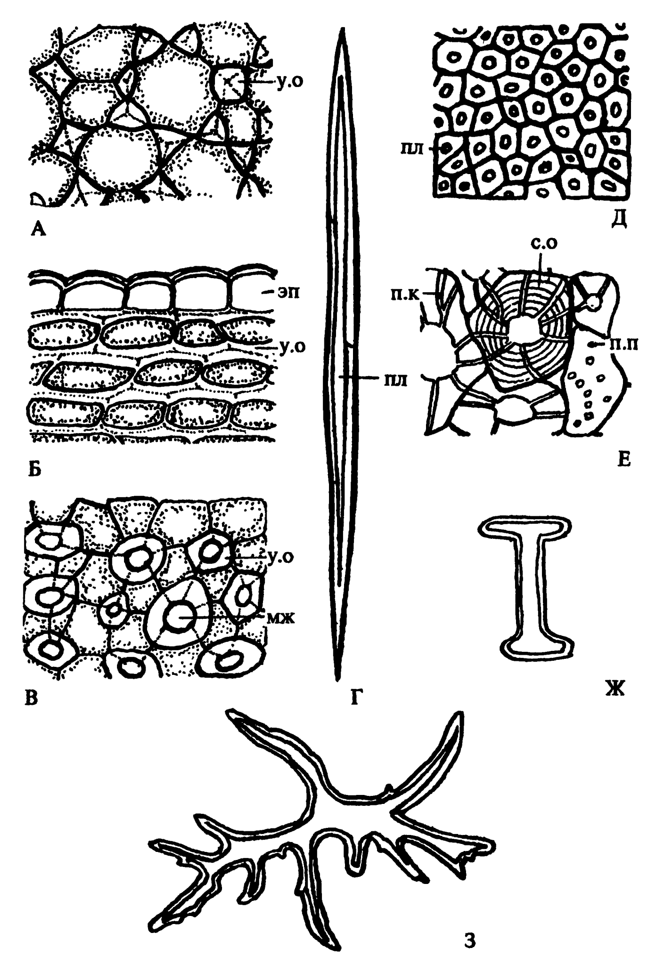


Рис. 55. Механические ткани: А–В — колленхима уголковая (А), пластинчатая (Б), рыхлая (В); Г — волокно склеренхимы; Д — волокна склеренхимы в поперечном сечении; Е — каменистые клетки (брахисклереиды); Ж — остеосклереида; З — ветвистая склереида.

Обозначения: мж — межклетник, п.к — поровый канал; пл — полость клетки, п.п — пора в плане, с.о — слоистая оболочка, у.о — утолщения оболочек, эп — эпидерма

и других растений. В обводненных клетках уголковые утолщения выпуклые, в дегидратированных — вогнутые.

Пластинчатая колленхима состоит из клеток более или менее вытянутых параллельно поверхности стебля (рис. 55 Б). Утолщены наружные и внутренние стенки клеток. На поперечных срезах эта колленхима похожа

на хрящевидную ткань. Она обычна для стеблей подсолнечника, молодых стеблей многих древесных растений.

В богатой межклетниками рыхлой колленхиме утолщены стенки клеток, ограничивающие межклетники (рис. 55 В). Эта колленхима развивается в стеблях красавки, мать-и-мачехи, горца земноводного.

Утолщение оболочек происходит перед окончанием роста клетки в длину. На срезах оболочки выглядят светлыми, блестящими вследствие сильного лучепреломления.

Некоторые ботаники полагают, что утолщение связано с отложением вторичной оболочки, но большинство склоняется к мнению, что клетки колленхимы имеют только первичные оболочки, во всяком случае, в молодых органах. Утолщенные стенки состоят из целлюлозы, но богаты также пектином. Исследования колленхимы черешков сельдерея показали, что в утолщениях слои пектина чередуются со слоями целлюлозы.

Наличие пектина обусловливает большую влагоемкость оболочки. Содержание в ней воды составляет 60–70 % от всей ее массы. Больше всего воды в уголковых утолщениях. Неравномерное утолщение оболочек и отсутствие одревеснения обеспечивают пластичность колленхимы и ее способность к растяжению. С другой стороны, это позволяет регулировать осмотическое давление благодаря водопроницаемости тонких участков оболочки, играющих роль пор. В связи с этим колленхима может выполнять функции механической ткани только в том случае, если ее клетки находятся в состоянии тургора.

Колленхима обладает высокими механическими качествами: предел ее прочности на разрыв больше предела прочности литого алюминия, а по модулю упругости она сопоставима со свинцом. Однако ее значение как скелетной ткани не сравнимо со значением склеренхимы, хотя в старых органах она иногда становится твердой и хрупкой, так как в ее клетках могут откладываться довольно толстые вторичные оболочки, способные к одревеснению.

Склеренхима, в отличие от колленхимы, состоит из клеток с равномерно утолщенными и, как правило, одревесневающими оболочками. В процессе развития их протопласты разрушаются, поэтому склеренхима — ткань мертвая. Ее слагают 2 типа клеток:

1) *волокна* (рис. 55 Г) — длинные прозенхимные клетки с острыми концами и толстыми 1–2-слойными оболочками, имеющими немногочисленные простые щелевидные поры; в поперечных сечениях клетки многоугольные (рис. 55 Д) либо более или менее округлые;

2) *склереиды* (рис. 55 Е–З) — паренхимные разветвленные или довольно длинные клетки с очень толстыми многослойными оболочками, пересеченными многочисленными поровыми каналами, которые нередко выглядят ветвистыми. На самом деле, такие каналы возникают при вторичном утолщении оболочки изначально из более многочисленных и более коротких соединяющихся поровых каналов.

Склеренхима, как и колленхима — ткань первичная. Волокна склеренхимы могут быть производными клеток основной меристемы, как в вегетативных органах папоротникообразных, в листьях голосеменных и покрытосеменных растений, в которых они составляют субэпидермальные тяжи, в корнях и стеблях однодольных. В стеблях двудольных в образовании волокон склеренхимы участвует так называемая остаточная меристема, то есть меристема, которая непосредственно продолжает апикальную меристему побега, и хорошо выражена в стеблях немного ниже конуса нарастания. Эта меристема дает начало не только склеренхиме, но и прокамбию (подробнее см.: гл. 7, п. 2.1, 2.3). Такая склеренхима всегда окружает дифференцированные из прокамбия первичные проводящие ткани. Она встречается в стеблях гвоздичных, тыквенных, гераниевых, кирказоновых и др. семейств двудольных растений (см. рис. 81 А; 82 Б).

По прочности на разрыв волокна склеренхимы не уступают строительной стали, однако они в 6–10 раз менее упруги, чем сталь, и из-за сильного одревеснения оболочек не обладают пластичностью. Поэтому волокна склеренхимы заканчивают дифференциацию обычно после окончания роста органов в длину.

Склереиды возникают вследствие склерификации первоначально живых тонкостенных клеток. *Склерификация* — трехэтапный процесс, состоящий из 1) сильного утолщения оболочек, приводящего в итоге к сокращению полости клетки, 2) одревеснения оболочек, 3) постепенного отмирания протопласта.

Склереиды развиваются либо из клеток основной меристемы, как в листовых пластинках чая, камелии, либо из клеток протодермы, как в семенной кожуре бобовых растений, либо из дифференцированных паренхимных клеток, как в коре многих древесных растений и семенной кожуре. Из склереид состоит скорлупа орехов, «косточка» (внутриплодник) плодов вишни, сливы, абрикоса, много их в мякоти незрелых плодов груши и айвы. В плодах склереиды играют не только механическую роль, но служат также для защиты семян от резких колебаний температуры, поражения бактериями, грибами, повреждений при поедании плодов животными.

Морфологически склереиды очень разнообразны. Короткие, обычно изодиаметрические склереиды называют *брахисклереидами* (от греч. brachys — короткий), или каменистыми клетками (рис. 55 Е). Это наиболее широко распространенный тип склереид. Разветвленные склереиды называют *астросклереидами* (от греч. astron — звезда) (рис. 55 З). Они обычно развиваются в ткани, имеющей межклетники. До начала склерификации клетки образуют выросты (протуберанцы), врастающие в межклетники и удлиняющиеся путем интрузивного роста. Такие склереиды встречаются в черешках листьев кувшинок и кубышек. Некоторые клетки до склерификации сильно разрастаются в длину, приобретая сходство с волокнами. Такие склереиды называют *волокнистыми*. От типичных волокон они отличаются происхож-

дением (волокна дифференцируются непосредственно из клеток меристем или их производных) и строением оболочек, более многослойных и пористых, чем у волокон. Склереиды, напоминающие берцовые кости, называют *остеосклереидами* (от греч. osteon — кость) (рис. 55 Ж).

Наряду с волокнами и склереидами, составляющими склеренхиму, у высших растений, как уже было отмечено, клетки, специализирующиеся в выполнении механической функции, входят в состав проводящих тканей. Это древесинные волокна (волокна либриформа), лубяные, или флоэмные волокна. Склереиды нередко развиваются во вторичной флоэме древесных растений, например, у березы, ольхи. Каменистые клетки, называемые феллоидами, встречаются в пробке (феллеме) некоторых хвойных (сосна, ель, лиственница). Естественно, эти элементы происхождением отличаются от волокон и склереид типичной склеренхимы, поэтому их не считают ее компонентами, а рассматривают как структурные элементы тех тканей, в которых они образовались. Учитывая, что морфологически они практически не отличаются от клеток типичной склеренхимы и участвуют вместе с ней в создании опорной системы, Ф. Габерландт предложил называть всю совокупность толстостенных одревесневших клеток растений, независимо от их происхождения, *стереомом* (от греч. stereos — твердый, крепкий). Особенности его строения и топографии определяют устойчивость растений к действию разных механических факторов.

В. Ф. Раздорский, занимавшийся изучением строительно-механических принципов в конструкции растений, сравнивал их с железобетонными сооружениями, в которых арматуру составляют механически прочные ткани, а роль заполнителя — ткани, сложенные живыми, тонкостенными клетками. Стройность строительной конструкции он объяснял, прежде всего, хорошими качествами материала, по прочности и упругости не уступающего мягкой стали, но значительно более легкого.

Механические нагрузки, испытываемые растением, двух типов: статические и динамические. Статические проявляются в действии силы тяжести (масса кроны, возрастающая в течение вегетационного периода и уменьшающаяся после опадения листвы и плодов; оседающий на поверхности ветвей снег, который может оставаться на них довольно долго). Динамические нагрузки обусловлены порывами ветра, ударами дождя, града.

В первом случае осевые органы растения должны работать, как балки-колонны, во втором — как балки-пружины. Так как в разные периоды жизни растение подвергается действию обоих типов нагрузок, в строительно-механическом отношении оно должно представлять собой комплексную конструкцию. В расположении механических тканей проявляются 2 противоположные тенденции: центробежная и центростремительная. Для молодых растущих органов наиболее важна устойчивость к действию силы тяжести, что достигается расположением механических тканей на периферии, то есть реализуется центробежная тенденция. Та же тенденция преобладает

в сформировавшихся стеблях травянистых растений, не достигающих обычно большой высоты. Невысокие растения, как правило, не страдают сильно от порывов ветра.

При увеличении высоты растения, сопровождающемся и значительным увеличением его поверхности вследствие развития мощной кроны, как у деревьев, в расположении механических тканей преобладает центростремительная тенденция. В стволах и многолетних ветвях деревьев опорную роль играет вторичная древесина, объем которой ежегодно увеличивается в результате деятельности камбия. Эта ткань составляет практически всю внутреннюю часть ствола и ветвей. В корнях, испытывающих растяжение, механические ткани также расположены в центре.

В стеблях многих однодольных устойчивость к действию этих двух типов нагрузки достигается раздробленностью стереома, а в стволах пальм, бамбуков со временем происходит утолщение и одревеснение оболочек клеток паренхимы, в которой находятся проводящие пучки, армированные тяжами механической ткани.

Приспособление листьев, особенно имеющих крупные пластинки, к противодействию статическим и динамическим нагрузкам состоит в поверхностно-двустороннем расположении механических тканей. Строительно-механические принципы в структуре растений, как и других живых организмов, составляют один из разделов *бионики*, цель которой состоит в создании совершенных технических систем и конструкций. Строение органов растений соответствует принципам достижения прочности при экономной затрате материала. Это не исключает, однако, существования примеров «нерациональной» конструкции, во всех случаях имеющих важное приспособительное значение.

Часть II

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Глава 6

Начальные этапы развития растений и морфология побега

В предыдущих главах мы познакомились с морфологической и анатомической дифференциацией высших растений в связи с их жизнью на суше. Как же происходит усложнение строения растения в процессе его онтогенеза, то есть индивидуального развития?

Каждый организм живет в определенной экологической обстановке, которая, несомненно, оказывает влияние на ход его развития, однако возможные изменения онтогенеза, как правило, не затрагивают сложившиеся в процессе эволюции общие закономерности формирования вегетативных органов, приобретающих строение, приспособленное к наиболее эффективному выполнению свойственных им функций.

1. Ранние этапы развития высшего растения

Растение, точнее его спорофит, развивается из *зародыша*, начало которому дает возникшая в процессе оплодотворения *зигота*. Сформированный зародыш имеет зачатки вегетативных органов, у споровых архегониальных — зачатки стебля и листа, в основании которого закладывается обычно зачаток придаточного корня. У семенных растений зародыш представляет собой главную часть семени. Он дифференцирован на *зародышевый корень* (radicula), *подсемядольное колено*, или *гипокотиль* (hypocotyle), несущий наверху зародышевые листья — *семядоли* (cotyledones). Корень и гипокотиль составляют осевую часть зародыша. Между семядолями находится апикальная меристема, образующая впоследствии бугорок — зачаток конуса нарастания будущего побега. У некоторых растений между семядолями формируется *почечка* (plumula), и даже развивается зачаток побега. Зародыш обычно

окружен запасающей тканью и защищен от внешней среды семенной кожурой (рис. 56 А, Б). У некоторых растений запасные вещества локализуются в семядолях, как у гороха, фасоли.

Особенности развития зародышей и разнообразие их строения у разных растений будут рассмотрены в заключительных главах книги. Здесь же мы ограничимся приведенным выше описанием строения зародыша двудольного растения и рассмотрим основные этапы развития из него растения.

Семя прорастает при наличии влаги, благоприятной температуры и хорошей аэрации. Поглощение семенем воды приводит к его сильному набуханию, сопровождающемуся активизацией ферментативной деятельности, способствующей растворению питательных веществ, хранящихся в запасающих тканях. Из зародыша развивается проросток. Сначала растет зародышевый корень, который, прорвав семенную кожуру, выходит на поверхность семени и затем внедряется в почву (рис. 56 В). Степень развития гипокотиля определяет тип прорастания — *подземный* или *надземный*.

При *подземном прорастании*, свойственном, например, семенам дуба, миндаля, гороха гипокотиль и семядоли остаются в почве, а над ее поверхностью появляется побег, развившийся из почечки. Первые листья побега обычно мелкие, часто почти чешуйчатые (рис. 56 Д).

При *надземном прорастании* после выхода зародышевого корня начинается рост гипокотиля, который сначала петлеобразно изгибается, а затем, выпрямляясь, выносит над поверхностью почвы семядоли (рис. 56 В, Г). Они становятся первыми фотосинтезирующими листьями. Так развиваются проростки клена, огурца, подсолнечника, клещевины и других растений.

Отмеченная последовательность прорастания биологически целесообразна, так как появляющийся в первую очередь корешок не только прикрепляет семя к субстрату, но и снабжает водой с растворенными в ней веществами развивающееся растеньице.

В отличие от гетеротрофных зародышей проросток представляет собой самостоятельный организм с гетеротрофным и автотрофным питанием. Гетеротрофен он потому, что для своего развития использует питательные вещества, сосредоточенные в запасающей ткани семени или семядолях, а автотрофен — потому, что имеет уже специальные ассимилирующие органы — листья, снабжающие его органическими веществами, и корневую систему, ответственную за минеральное питание.

Таким образом, развившийся из зародыша проросток имеет все органы, зачатки которых были в зародыше, а также вновь образовавшиеся.

Корень, развившийся из зародышевого корешка и характеризующийся положительным геотропизмом, называют *главным*, его ответвления, обычно растущие горизонтально, — *боковыми корнями*.

При надземном прорастании гипокотиль может быть разной длины. Переходную зону между ним и корнем называют *корневой шейкой*. На ней,

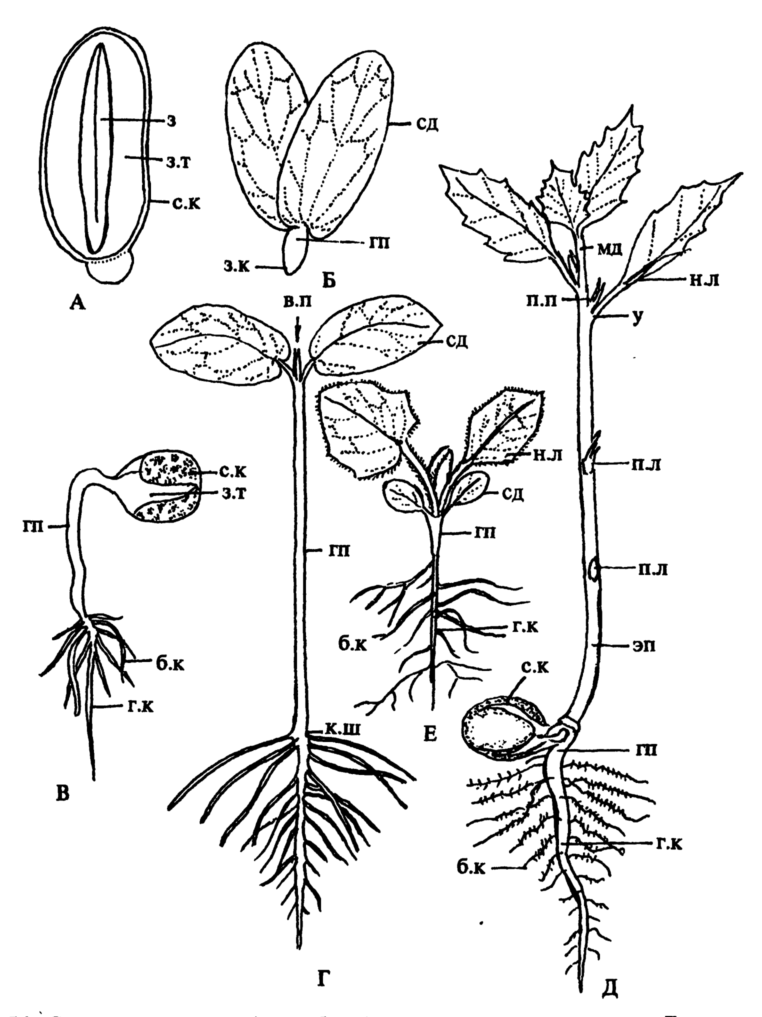


Рис. 56. Семя и проростки: А — общий вид в продольном разрезе; Б — зародыш семени клещевины; В — прорастание семени; Г–Е — проростки: клещевины (Г), дуба (Д), розеточный проросток бородавника (Е).

Обозначения: б.к — боковой корень, в.п — верхушечная почка, г.к — главный корень, гп– гипокотиль, з — зародыш, з.к — зародышевый корень, з.т — запасающая ткань семени (эндосперм), к.ш — корневая шейка, мд — междоузлие, н.л — настоящие листья, п.л — первые листья, п.п — пазушная почка, сд — семядоли, с.к — семенная кожура, эп — эпикотиль

а также на гипокотиле у многих растений рано появляются *придаточные* корни, увеличивающие мощность корневой системы.

Из почечки зародыша развивается *побег*, называемый *главным*. Он заканчивается *верхушечной почкой*, осуществляющей его нарастание в длину. В стебле различают узлы и междоузлия. *Узел* — место отхождения листа, *междоузлие* — участок стебля между двумя узлами. Первое междоузлие, находящееся над семядольным узлом, называют *эпикотилем*. В листовых пазухах, под которыми понимают углы между стеблем и листьями, формируются *пазушные*, или *боковые почки*, из которых впоследствии развиваются боковые побеги. Листья побегов формой и размерами отличаются от семядольных листьев. У большинства растений семядоли рано опадают, но у некоторых растений, например, у кофе, они остаются в течение нескольких лет. Схема строения молодого двудольного растения показана на рис. 57.

Строение проростков некоторых растений отличается от описанного выше. Проростки некоторых плавающих растений, например, пузырчатки, роголистника, корней не имеют. У земляники, гравилата, живучки и других растений развиваются проростки розеточного типа, так как эпикотиль и последующие междоузлия побега у них очень короткие (рис. 56 Е). У стрептокарпуса из семейства геснериевых, распространенного в тропиках, при

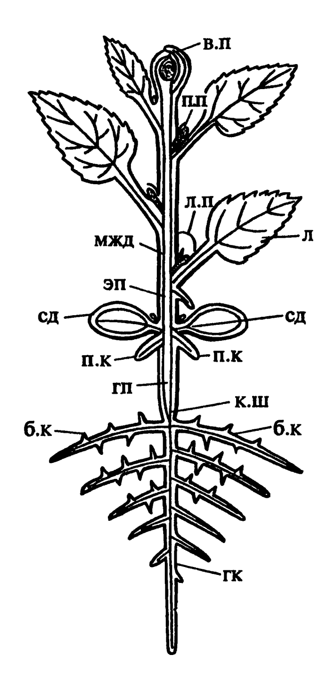


Рис. 57. Схема строения двудольного растения. *Обозначения*: б.к — боковой корень, в.п — верхушечная почка, г.к — главный корень, гп — гипокотиль, к.ш — корневая шейка, л — лист, л.п — листовая пазуха, мжд — междоузлие, п.к — придаточный корень, сд — семядоля, эп — эпикотиль

прорастании семени образуется проросток с двумя семядолями. Одна из них вместе с почечкой вскоре отмирает, другая разрастается в очень крупный ассимилирующий лист, в основании которого впоследствии формируется соцветие. Других листьев взрослое растение не имеет (рис. 58).

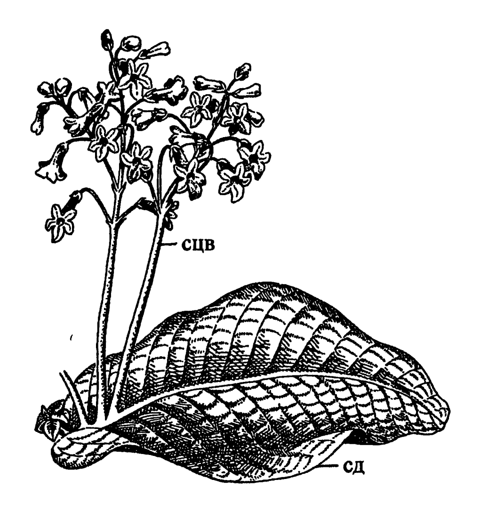


Рис. 58. Общий вид стрептокарпуса (Streptocarpus wendlandii).
Обозначения: сд — семядоля, сцв — соцветие

2. Морфология побега

Верхнюю часть побега обычно делят на несколько топографических зон: гладкую выпуклую дистальную, субдистальную, в которой начинаются периклинальные деления клеток, расположенных под поверхностным слоем, предшествующие появлению листовых зачатков (эти две зоны составляют *конус нарастания*), *органогенную*, в которой листовые зачатки имеют вид мелких бугорков, *субапикальную*, с более крупными листовыми бугорками, и *зону дифференциации* тканей (рис. 59).

Листовые бугорки закладываются и развиваются акропетально (от греч. akron — вершина и лат. petere — устремляюсь): чем ближе к конусу нарастания они расположены, тем они моложе, а следовательно, и мельче. Период времени между заложением двух последовательных бугорков называют *пластохроном*. По мере развития побега его осевая часть, расположенная на уровне заметных листовых бугорков, вытягивается путем вставочного, или интеркалярного роста, при котором клетки делятся в плоскости, перпендикулярной продольной оси побега, расстояния между листовыми бугорками увеличиваются. На этой стадии развития в формирующемся побеге уже хорошо различимы узлы и междоузлия (рис. 60). Вследствие образования

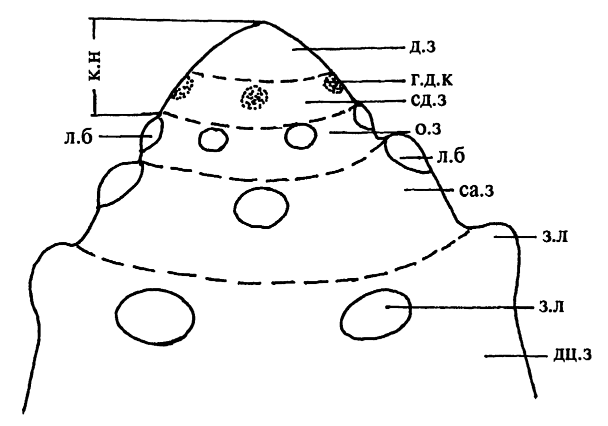


Рис. 59. Схема строения верхушки побега.
Обозначения: г.д.к — группа делящихся клеток, д.з — дистальная зона, дц.з — зона дифференциации тканей, з.л — зачатки листьев, к.н — конус нарастания, л.б — листовые бугорки, о.з — органогенная зона, са.з — субапикальная зона, сд.з — субдистальная зона

новых метамеров, состоящих из междоузлия, узла с листом и закладывающейся в его пазухе почки, осуществляется верхушечный, или апикальный рост. Таким образом, для побега, точнее, для стебля, характерны два типа роста: верхушечный и интеркалярный. Побег, развивающийся в течение одного вегетационного периода, называют ***годичным побегом***, а у многолетних растений — годичным приростом.

У некоторых растений развивающийся годичный побег вскоре приостанавливает рост, но через какое-то время он возобновляется. За время вегетации может быть несколько периодов роста. В этих случаях годичные побеги состоят из нескольких приростов, называемых *элементарными побегами*. Такое развитие побегов встречается у чая, дуба, некоторых цитрусовых.

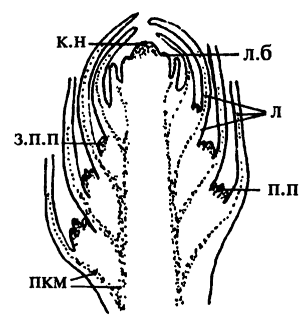


Рис. 60. Строение верхушки побега в продольном разрезе.
Обозначения: з.п.п — зачаток пазушной почки, к.н — конус нарастания, л — листья, л.б — листовой бугорок, пкм — прокамбий, п.п — пазушная почка

В пазухах листьев почки располагаются либо по одной (рис. 61 А), либо группами: при *сериальном* расположении, как у жимолости, почки находятся одна над другой, нижняя из них самая крупная (рис. 61 Б). При *коллатеральном* расположении почки находятся в одной, поперечной по отношению к стеблю, плоскости, по обеим сторонам от наиболее крупной средней почки (рис. 61 В). Такие почки характерны для лука, бамбука и других растений, имеющих

широкие основания листьев. У многих розоцветных, а также у бузины групповые почки образуются вследствие раннего ветвления единственной пазушной почки. По расположению такие почки похожи на коллатеральные, но происхождение их иное. Часто встречаются *придаточные*, или *адвентивные*, почки, которые не приурочены к пазухам листьев. Они могут быть на междоузлиях, гипокотиле, как у березы, на корнях (из этих почек развивается корневая поросль) и даже на листьях. Придаточные почки нередко образуются после механических повреждений вегетативных органов, а также при вегетативном размножении растений. Придаточные и пазушные почки, длительное время пребывающие в состоянии покоя, называют *спящими*. В определенных условиях, например, при обрезке древесных растений, из спящих почек развиваются олиственные побеги.

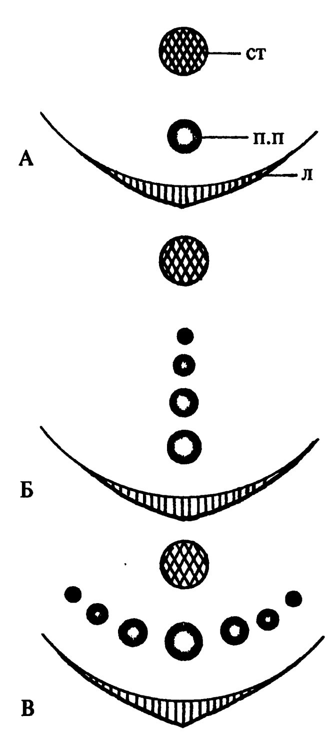


Рис. 61. Расположение пазушных почек: А — одиночная почка; Б — сериальные почки; В — коллатеральные почки. *Обозначения*: л — лист, п.п — пазушные почки, ст — стебель

У многолетних растений, растущих в областях с умеренным климатом, ежегодно в конце вегетационного периода образуются *почки возобновления*, из которых весной следующего года формируются побеги. В связи с этим в развитии побегов выделяют 2 фазы: закрытую, или внутрипочечную, и открытую, или внепочечную.

Зимующие почки могут быть закрытыми и открытыми. *Закрытая почка* отличается от верхушки побега однолетнего растения наличием в основании плотных кожистых кроющих чешуй (рис. 62 А–Д). Они защищают внутреннюю часть почки от влияния неблагоприятных факторов. Особенности взаимного расположения кроющих чешуй определяют разные типы почкосложения: створчатое, при котором более или менее равные по размерам чешуи сближены и могут соприкасаться краями; черепитчатое, при котором края наружной чешуи слегка прикрывают внутреннюю; объемлющее, или охватывающее, при котором наружная чешуя полностью охватывает внутреннюю; полуобъемлющее, при котором наружная чешуя охватывает внутреннюю только наполовину (рис. 63 А). Морфологически кроющие чешуи соответствуют всему листу или его части: пластинке, влагалищу, прилистникам.

Защита конуса нарастания почки и зачатков листьев от неблагоприятных факторов достигается не только плотным *почкосложением*, но и наличием

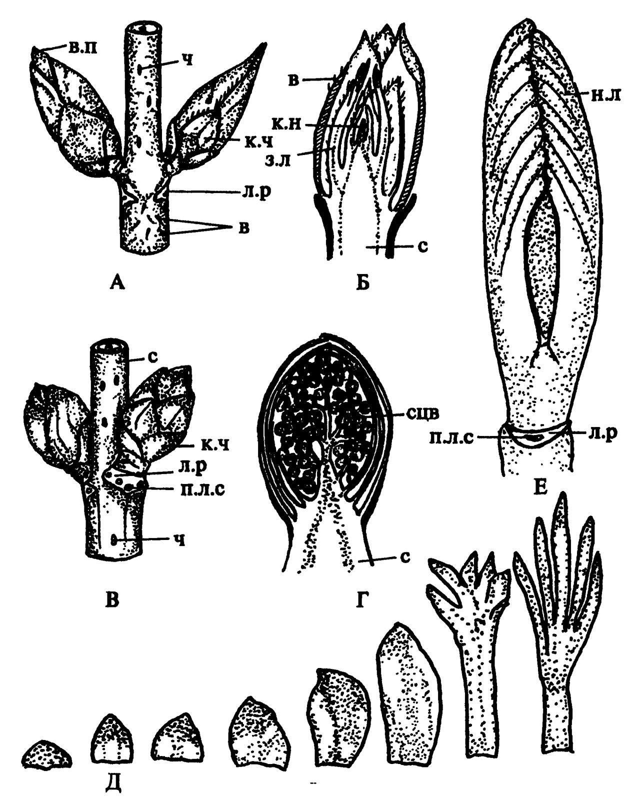


Рис. 62. Строение почек бузины (А–Д) и калины гордовины (Е): А — вегетативные почки; Б — вегетативная почка в продольном разрезе; В — цветочные почки; Г — цветочная почка с зачатком соцветия в продольном разрезе; Д — постепенный переход от почечных чешуй к листьям; Е — голая почка.

Обозначения: в — волоски, в.п — верхушка почки, з.л — зачаток листа, к.н — конус нарастания, к.ч — кроющие чешуи, л.р — листовые рубцы, н.л — наружные листья, п.л.с — пучки листовых следов, с — стебель, сцв — зачаток соцветия; ч — чечевичка

на кроющих чешуях опушения из простых или железистых волосков, а также железок, выделяющих вещества, склеивающие чешуи, как у тополя, конского каштана. Защитную роль играет нередко формирующаяся на поверхности кроющих чешуй перидерма. Устойчивость зимующих почек к действию низких температур связана с высоким осмотическим давлением клеток, обусловленным присутствием зимой в их вакуолях водорастворимых сахаров, повышающих концентрацию клеточного сока, а также наличием в клетках фенольных соединений, в том числе дубильных веществ, усиливающих морозоустойчивость почек.

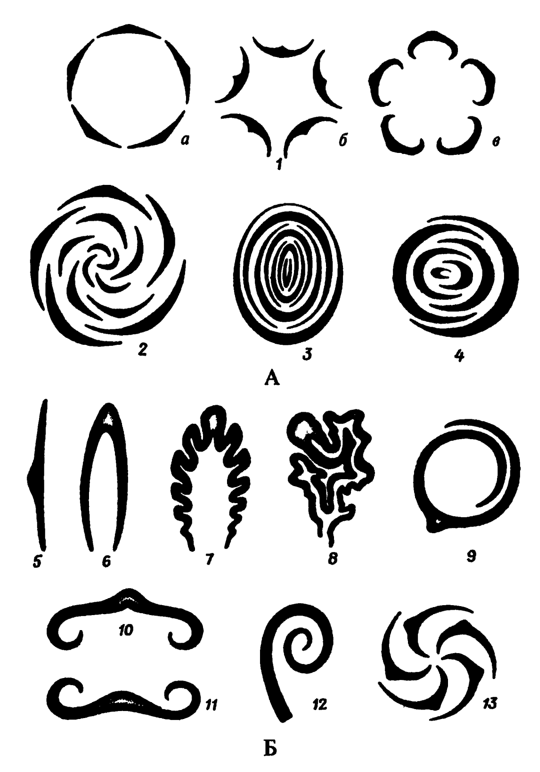


Рис. 63. Типы почкосложения (А) и листосложения (Б): А — почкосложение: 1 (а, б, в) — створчатое, 2 — черепитчатое, 3 — объемлющее, 4 — полуобъемлющее; Б — листосложение: 5 — плоское, 6 — сложенное, 7 — складчатое, 8 — скомканное, 9 — трубчатое, 10 — завернутое, 11 — отвернутое, 12 — улиткообразное, 13 — закрученное

В отличие от закрытых, голые, или *открытые, почки* не имеют кроющих чешуй, такие почки характерны для калины гордовины, крушины ломкой (рис. 62 Е). Обычно эти почки опушены, но их устойчивость к низким температурам в большой степени определяется осмотическими явлениями.

Настоящие листья в почке имеют уже вполне развившиеся пластинки, только близ конуса нарастания они представлены недифференцированными бугорками. В связи с малым объемом почки листья обычно складываются. От того, как они сложены (или вообще не сложены) зависит тип *листосложения*: плоское, как у сирени, при котором листья не сложены; сложенное, как у липы, черемухи, у которых листья сложены вдоль по средней жилке; складчатое, как у клена, ольхи, с многочисленными складками вдоль боковых жилок; свернутое (трубчатое), как у фикуса, при котором пластинки

скручены по всей длине в трубочки; завернутое, как у тополя, при котором края пластинки завернуты на верхнюю сторону; отвернутое, как у ивы, при этом края пластинки отвернуты на нижнюю сторону; улиткообразное, как у папоротников, саговников; скомканное (смятое), как у лопуха, ревеня (рис. 63 Б).

Зимующие почки могут быть *вегетативными* и *цветочными* (генеративными). В первом случае они содержат сформировавшийся зачаток олиственного побега, во втором — зачаток цветка или соцветия. Вегетативные и генеративные почки одного и того же растения нередко различаются морфологически (рис. 62 А–Г). Почки, содержащие зачаток олиственного побега и зачаток соцветия, называют смешанными.

На положении почек возобновления или верхушечных побегов по отношению к поверхности почвы в течение неблагоприятного периода времени основана одна из классификаций жизненных форм растений, составленная в начале XX века датским ботаником К. Раункиером. Под *жизненной формой* (*биоморфой*) обычно понимают внешний облик, или габитус растения, исторически сложившийся у него под влиянием внешних условий и имеющий, таким образом, важное приспособительное значение. К. Раункиер различал 5 основных жизненных форм растений, произрастающих на территориях с умеренным климатом*.

Терофиты (от греч. théros — лето и phyton — растение) — однолетние растения без зимующих почек; в неблагоприятное время года у них сохраняют жизнеспособность семена (рис. 64, 5) (мятлик однолетний, пастушья сумка, ярутка).

Криптофиты (от греч. kryptos — скрытый) — многолетние травянистые растения, у которых зимующие почки или верхушки побегов погружены в почву. К ним относятся луковичные (тюльпан, пролеска) и корневищные (гравилат, ландыш) растения (рис. 64, 4 а, б).

Гемикриптофиты (от греч. hemi — полу-, kryptos и phyton) — тоже многолетние травянистые растения (одуванчик, лютик), но с почками возобновления, находящимися на поверхности почвы, хорошо защищенными лесной подстилкой и снежным покровом (рис. 64, 3 а–в).

Хамефиты (от греч. chamai — на земле) — растения с закрытыми почками возобновления, расположенными в основании побегов на высоте не более 25–30 см. Зимой почки защищены снежным покровом. К этой группе принадлежат многие кустарнички и полукустарнички (брусника, багульник и др.), продолжительность жизни которых обычно не превышает 5–10 лет (рис. 64, 2 а, б).

---

* При описании жизненных форм обычно употребляют условные обозначения. Так, однолетние растения обозначают — ⊙, двулетние — ⊙̈, многолетние травянистые растения — ♃, древесные растения — ♄.

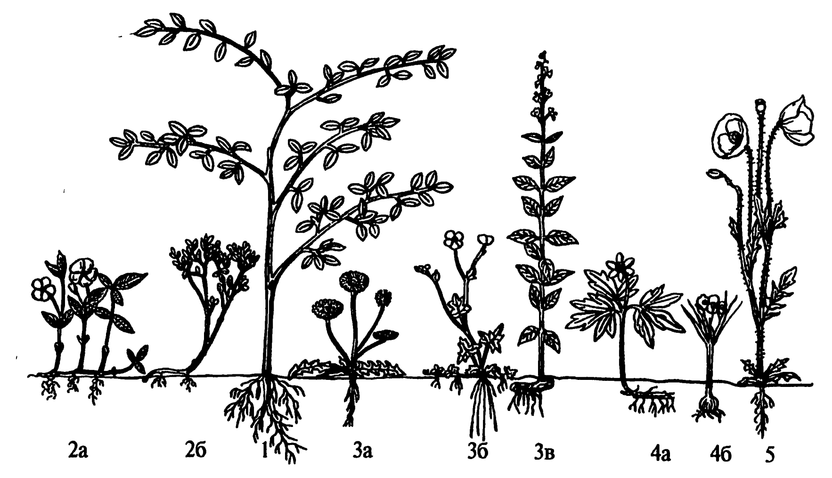


Рис. 64. Жизненные формы растений (по Раункиеру): 1 — фанерофит, 2 (а, б) — хамефиты, 3 (а, б, в) – гемикриптофиты, 4 (а, б) — криптофиты, 5 — терофит

Фанерофиты (от греч. phaneros — видимый, открытый) — деревья и кустарники, чаще всего с закрытыми зимующими почками, расположенными высоко над почвой (рис. 64, 1). В основании почки находится листовой рубец — место опадения кроющего листа (рис. 65).

Деревом называют растение не ниже 2–3 м, имеющее хорошо развитый, сильно одревесневающий многолетний ствол, наверху обычно разветвленный и образующий крону; реже ствол не ветвится, как у большинства пальм. Кустарником называют более низкорослое растение, главный ствол которого в основании ветвится на несколько крупных надземных, сильно одревесневших скелетных ветвей (стволиков), а затем он обычно отмирает (лещина, роза, сирень).

Весной, после опадения почечных чешуй, на месте которых остаются *рубцы*, в совокупности составляющие почечные кольца (рис. 65), начинается период открытого, внепочечного развития побега. При этом осевая часть почки удлиняется вследствие растяжения клеток, сформированные в ней листья развертываются и растут, поверхность их увеличивается, на конусе нарастания закладываются новые листовые бугорки.

Интенсивность и продолжительность апикального роста побегов у разных растений разные, но все же можно отметить некоторые общие закономерности, проявляющиеся в изменении длины междоузлий. Чаще всего эти изменения происходят по типу одновершинной кривой: обычно наиболее длинные междоузлия приурочены к средней части побега; в его основании и на верхушке они, как правило, короче.

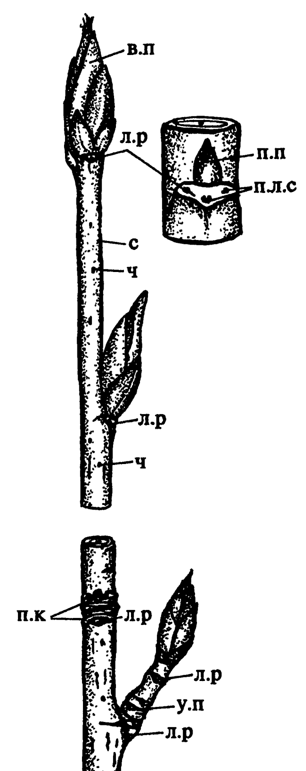


Рис. 65. Ветка тополя в безлистном состоянии.
Обозначения: в.п — верхняя пазушная почка, л.р — листовые рубцы, п.к — почечное кольцо, п.л.с — пучки листового следа, п.п — пазушная почка, с — стебель, у.п — укороченный побег, ч — чечевичка

Побеги с хорошо выраженными междоузлиями называют *ауксибластами* (удлиненными). Наряду с ними у растений широко распространены и *брахибласты* (укороченные побеги) с короткими междоузлиями и близко расположенными узлами. Ауксии брахибласты могут развиваться и из верхушечных, и из пазушных почек. Брахибласты, представляющие собой главные побеги, формируются у розеточных растений, однако впоследствии они могут удлиняться, вынося вверх цветок или соцветие, как у одуванчика. Эти удлиненные цветоносные побеги называют стрелками. Чаще всего брахибласты развиваются из пазушных почек. Они встречаются у многих древесных растений. У сосны ауксибласты имеют только мелкие пленчатые буроватые листья, а из пазушных почек формируются брахибласты с 2–5 зелеными игольчатыми листьями (рис. 66 В). У кедра, лиственницы, лжелиственницы брахибласты олиственны обильнее (рис. 66 Б). Брахибласты древесных растений из семейства розоцветных — яблони, груши, сливы и других называют плодушками (рис. 66 А), так как только на них развиваются цветки, а следовательно, и плоды. Луковицы и клубни многих растений — тоже видоизмененные брахибласты.

Внешний вид растений в большой степени связан с направлением роста его побегов, их ориентацией.

Наиболее часто встречаются прямостоячие ауксибласты. Стелющиеся по земле ауксибласты называют лежачими, например, у спорыша, грыжника; укореняющиеся, образующие придаточные корни, — ползучими, как у барвинка, клевера ползучего, а стелющиеся побеги с очень длинными междоузлиями — усами или столонами. Это разнообразие побегов зависит, главным образом, от особенностей строения стебля. Побеги с тонкими, гибкими стеблями, обвивающиеся вокруг опоры или цепляющиеся за нее усиками, называют соответственно вьющимися и цепляющимися. У водных растений нередки плавающие и всплывающие побеги (рис. 67).

В поперечном сечении стебли могут быть округлыми, сплюснутыми, 3–4-гранными, бороздчатыми, ребристыми, крылатыми, если вдоль стебля

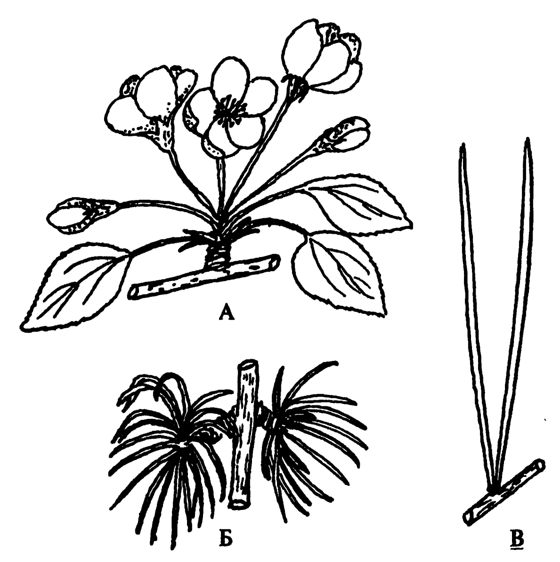


Рис. 66. Типы укороченных побегов: А — яблоня; Б — лжелиственнипа; В — сосна обыкновенная

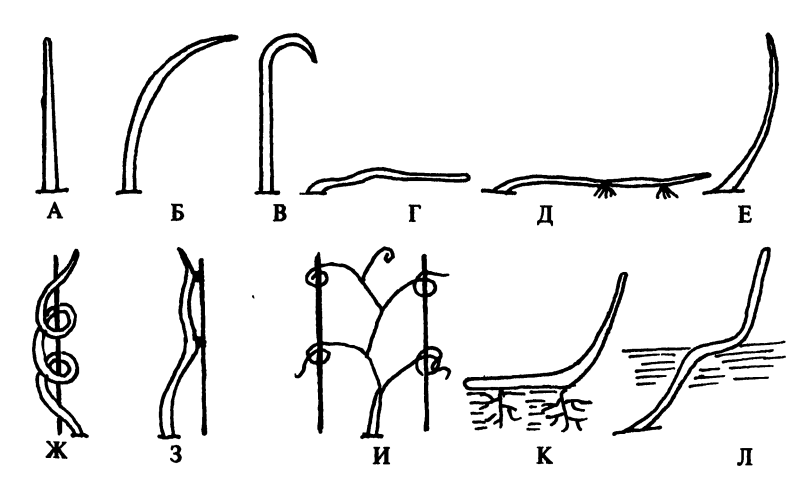


Рис. 67. Характер роста побегов: А — прямостоячий; Б — дуговидный; В — поникающий; Г — лежачий; Д — ползучий; Е — восходящий; Ж — вьющийся; З — лазающий; И — цепляющийся; К — плавающий; Л — всплывающий

от каждого узла развивается зеленая кайма, происхождение которой связано с разрастанием оснований листьев, и др. (рис. 68).

При обсуждении морфологической дифференциации высших растений в связи с их выходом на сушу уже было отмечено, что древнейшие представители наземной флоры имели 2 принципиально разных типа ветвления: верхушечное и боковое.

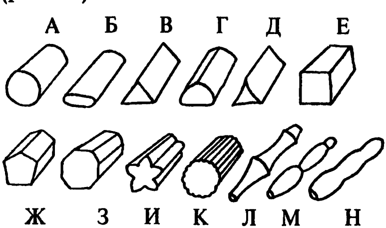


Рис. 68. Стебли в поперечном сечении: А — цилиндрический; Б — сплюснутый; В — трехгранный, Г — тупо–трехгранный; Д — вогнуто–треугольный; Е — четырехгранный; Ж — угловато–пятигранный; З — угловато–восьмигранный; И — ребристый; К — бороздчатый; Л — узловатый; М — членистый; Н — четковидный

Из современных высших растений верхушечное (*дихотомическое*) *ветвление*, при котором конус нарастания побега расщепляется надвое, встречается у плаунов, псилотовых, некоторых папоротников. При этом из одного побега образуются 2 одинаковых побега (рис. 69 А).

Боковое ветвление более разнообразно и в большой степени связано с продолжительностью жизни конуса нарастания верхушечной почки. При *моноподиальном ветвлении* она функционирует в течение всей жизни растения, образуя главный побег (у древесных растений — ствол). Из пазушных почек, находящихся на главной оси (оси 1-го порядка) в акропетальной последовательности развиваются боковые побеги — оси 2-го порядка, на них — оси 3-го порядка и т. д. С возрастанием порядка ветвления и с уменьшением расстояния бокового побега от верхушки главного побега, на котором он развивается, его рост замедляется. Поэтому нижние побеги 2-го порядка — наиболее длинные. У деревьев с моноподиальным ветвлением часто формируется пирамидальная крона, как у ели. Этот тип ветвления встречается также у дуба, клена, а из травянистых растений — у одуванчика, подорожника (рис. 69 Б).

При *симподиальном ветвлении* конус нарастания главного побега функционирует ограниченное время. В результате главная ось растения (ствол у древесных растений) не сопоставима с главной осью растений, характеризующихся моноподиальным нарастанием, так как состоит из осей разных порядков ветвления. Симподиальное ветвление свойственно тополю, березе, липе, багульнику, бруснике и другим растениям (рис. 69 В).

Разновидность симподиального ветвления, называемая *псевдо-дихотомическим* (ложно-вильчатым), нередко встречается у растений с супротивными листьями — у омелы, свидины, сирени. У них из верхушечной почки развивается генеративный побег — одиночный цветок или соцветие, и дальнейший рост главного побега прекращается (рис. 69 Г).

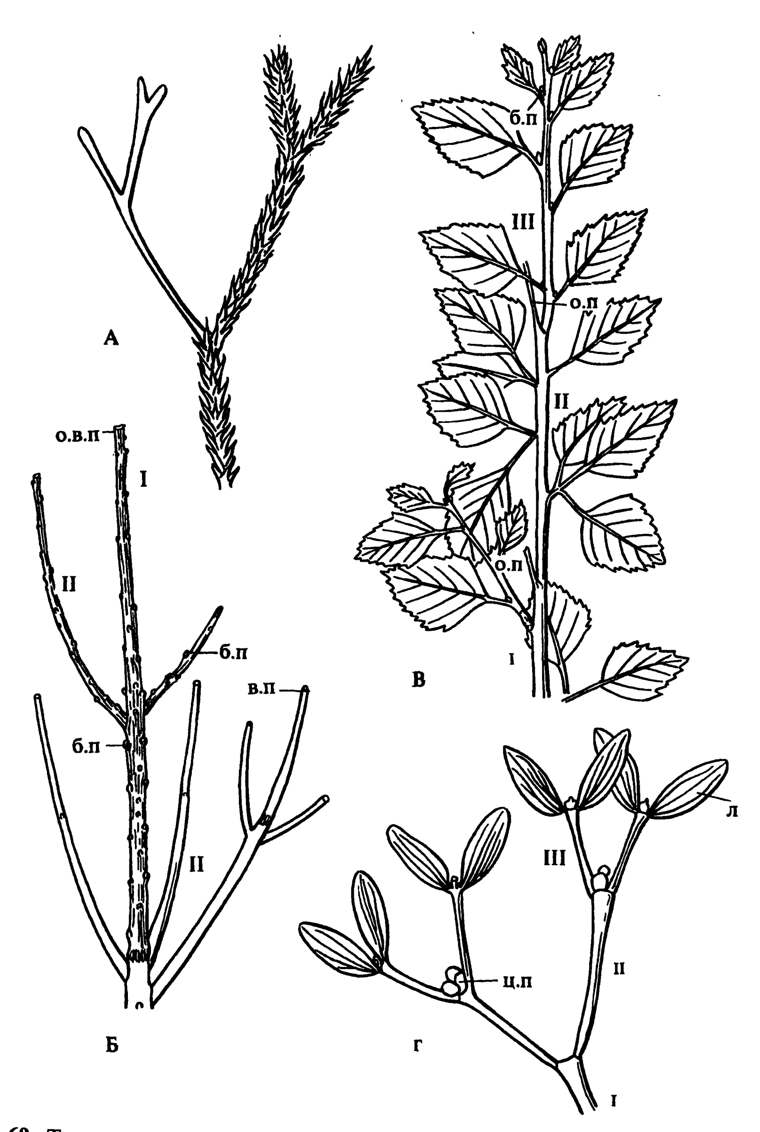


Рис. 69. Типы ветвления побегов высших растений: А — дихотомическое ветвление плауна; Б — моноподиальное ветвление ели (листья удалены); В — симподиальное ветвление березы; Г — псевдо-дихотомическое ветвление омелы.

Обозначения: б.п — боковые почки, в.п — верхушечная почка, л — лист, о.в.п — отрезанная верхняя часть стебля, о.п — отмершие верхние части побегов, ц.п — цветочная почка. Римскими цифрами обозначены порядковые номера приростов

Ветвление имеет важное значение в жизни растения, увеличивая ассимилирующую поверхность и улучшая, таким образом, его питание. Вместе с этим возрастает и общее количество меристемы, слагающей конусы нарастания побегов еще не развернувшихся почек. Так как меристема реализуется не сразу, растение всегда имеет «запас» этой ткани, используемый не только на естественное увеличение мощности побеговой системы, но и на восстановительные процессы после какого-либо повреждения.

Глава 7

Анатомия стебля

Стебель — осевой, обычно радиально симметричный орган, обладающий длительным верхушечным (апикальным) ростом, осуществляющий двустороннее передвижение веществ между корнями и листьями, поддерживающий крону растения, способствующий увеличению общей ассимиляционной поверхности растения благодаря ветвлению, участвующий в хранении запасных веществ, а в молодом возрасте — осуществляющий также фотосинтез. Эти функции определяют наличие в стебле покровных, хорошо развитых проводящих, механических тканей и функционально разной паренхимы.

Особенности анатомической структуры стебля в большой степени связаны со строением и деятельностью конуса нарастания побега. Существуют два основных типа его строения: первый — с хорошо выраженными инициальными клетками и второй — без заметных инициалей. Первый тип распространен у высших споровых, второй — у семенных растений.

1. Строение конусов нарастания и анатомия стеблей высших споровых растений

1.1. Строение конуса нарастания. Понятие о стеле

В меристеме конусов нарастания побегов папоротников, хвощей, плаунов *инициальные клетки* хорошо выражены. Чаще всего инициальная клетка одна. Она отличается от остальных клеток апикальной меристемы более крупными размерами и имеет форму трехгранной пирамиды, выпуклое основание которой обращено наружу (рис. 70 А). Обычно в ней хорошо развиты вакуоли. Эта клетка расположена на самой верхушке конуса нарастания. У некоторых папоротников и плаунов инициальных клеток от 2 до 5. Очертания их продольных сечений трапециевидные.

Инициальные клетки делятся либо регулярно — в этом случае вся апикальная меристема состоит из производных инициальной клетки (у некоторых видов мхов и хвощей), либо периодически, как у большинства папоротников, у которых главную роль в увеличении объема апикальной меристемы играют производные инициальной клетки, также способные к делению.

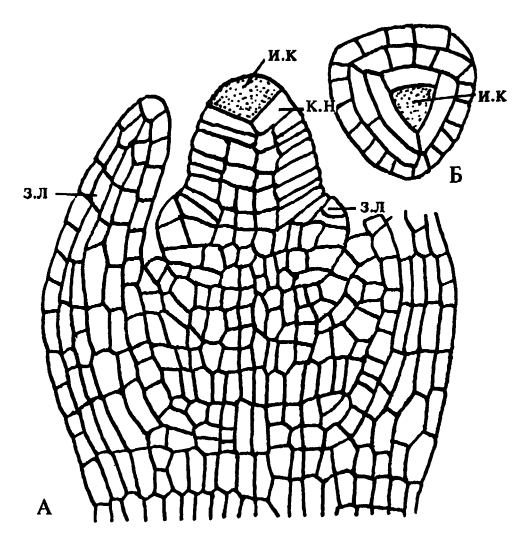


Рис. 70. Верхушка побега хвоща с одной инициальной клеткой: А — верхушка побега в продольном разрезе; Б — инициальная клетка в плане и ее производные.
Обозначения: з.л — зачатки листьев, и.к — инициальная клетка, к.н — конус нарастания

Деления трехгранной инициальной клетки осуществляются в плоскостях, параллельных трем ее сторонам (рис. 70 Б). Если инициальных клеток несколько, то каждая из них делится параллельно узкому (внутреннему) основанию и только у краевых клеток деления происходят в плоскостях, параллельных одной из боковых сторон. Производные инициальной клетки или клеток в свою очередь делятся периклинально, то есть параллельно поверхности конуса нарастания, а наружные из образовавшихся при этом клеток обычно делятся антиклинально, то есть перпендикулярно поверхности конуса нарастания. В совокупности эти клетки составляют плотный поверхностный слой. В нижней части конуса нарастания, чуть ниже самых молодых листовых зачатков, уже хорошо выражены *специальные меристемы*: протодерма, представляющая собой поверхностный слой, и основная меристема. Ниже закладывается прокамбий.

У разных растений *прокамбий* может закладываться в виде единственного центрального тяжа, в виде полого цилиндра, внутри которого находится паренхима, или несколькими тяжами, расположенными на поперечном срезе в один круг. В образовании прокамбия участвуют тонкостенные, изодиаметрические, обычно многогранные клетки. Они делятся в разных направлениях, их производные постепенно вытягиваются вдоль оси стебля и становятся по форме прозенхимными, что характерно для клеток этой васкулярной меристемы.

После заложения прокамбия и дифференциации постоянных тканей в стебле, а у папоротников — в корневище, хорошо выражены *три анатомо-топографические зоны*: *покровная*, представленная эпидермой, развивающейся из протодермы; *первичная кора* — производная основной меристемы, — состоящая из паренхимы, а у некоторых растений и из склеренхимы; *центральный цилиндр*, или *стела* (от греч. stêlê — колонка, столб), большую часть которой составляют первичные проводящие ткани, при этом флоэма обычно находится снаружи от ксилемы. У многих растений вокруг флоэмы расположен паренхимный *перицикл*, от первичной коры отделенный однослойной *эндодермой*. Посередине радиальных, а также верхних и нижних стенок клеток эндодермы проходит *поясок Каспари*. В этих местах стенки содержат сувериноподобные вещества и лигнин. На поперечных срезах, обработанных реактивами, выявляющими одревеснение, на смежных радиальных стенках клеток эндодермы видны пятна Каспари, представляющие собой перерезанные пояски. Однако не всегда пояски Каспари хорошо выражены. У некоторых растений перицикл и эндодерма не дифференцированы вовсе.

Для характеристики стелы важное значение имеет место заложения первых элементов *протоксилемы*, состоящей у всех растений из кольчатых и спиральных трахеид (рис. 35 А–В). В единственном тяже прокамбия, более или менее округлом в поперечном сечении, первые элементы протоксилемы дифференцируются из самых внутренних его клеток, то есть в центре стебля. Такое заложение ксилемы называют *центрархным*. Центрархная протоксилема была обнаружена у некоторых древнейших наземных растений теломной организации, в частности — у ринии. Остальные элементы центрархной ксилемы развиваются от первоначального центра ее образования в радиальных направлениях. Протоксилему, закладывающуюся внутри прокамбиального тяжа, но не в центре его, называют *мезархной*; дальнейшее ее развитие также осуществляется радиально. Протоксилему, развивающуюся из самых наружных клеток прокамбиального тяжа, граничащих с перициклом (а при его отсутствии — с первичной корой), называют *экзархной*; последующие элементы этой ткани дифференцируются центростремительно. Наконец, протоксилема может закладываться *эндархно* — во внутренней части прокамбиального тяжа, на границе его с сердцевиной; более поздние элементы протоксилемы развиваются в этом случае центробежно. Протофлоэма у всех растений закладывается экзархно и затем развивается центростремительно (рис. 71).

Особенности строения первичной коры, наличие или отсутствие эндодермы, перицикла, очертания ксилемы и флоэмы на поперечном срезе стебля, характер заложения протоксилемы и некоторые другие анатомические признаки определяют разнообразие типов строения стеблей споровых архегониальных растений.

9 Зак. 53

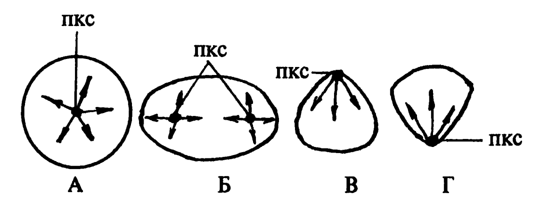


Рис. 71. Типы заложения протоксилемы (пкс): А — центрархное; Б– мезархное; В — экзархное; Г — эндархное. Стрелками обозначены направления развития ксилемы: радиальное (А, Б), центростремительное (В), центробежное (Г)

Наиболее древний тип строения стелы — *протостела*, внутреннюю часть которой составляет ксилема, окруженная флоэмой. Протостелу (от греч. protôs — первый) часто называют *гаплостелой* (от греч. haploos — одиночный). Принципиальных различий между этими понятиями нет, но термин «протостела» имеет более широкое значение, объединяя все типы стел с центральным расположением ксилемы, в то время как термин «гаплостела» обычно используют в более узком значении как одну из модификаций протостелы, в которой тяж проводящих тканей имеет на поперечном срезе округлые очертания.

1.2. Строение стеблей плауновидных

Стебли плаунов (рис. 72 А) имеют широкую, прилегающую к эпидерме, трехслойную первичную кору, наружный и внутренний слои которой состоят из одревесневшей склеренхимы, а средний — из тонкостенных паренхимных клеток. В первичной коре местами встречаются мелкие концентрические проводящие пучки, некоторые из которых примыкают к стеле. Это *листовые следы* — проводящие пучки листьев. Самый внутренний слой первичной коры состоит из мелких, довольно тонкостенных клеток. Топографически он соответствует эндодерме. Клетки самого наружного слоя стелы — перицикла — по внешнему виду почти не отличаются от клеток внутреннего слоя первичной коры. Стебли плаунов протостеличны. Очертания флоэмы и ксилемы на поперечных срезах стеблей у разных видов рода варьируют (рис. 72 Б). У плауна редкого контуры ксилемы лопастные или почти звездчатые, флоэма окружает ксилему. Такую разновидность протостелы называют *актиностелой* (от греч. aktis, aktinos — луч). У древних представителей отдела плауновидных ксилема в актиностеле была мезархной, у современных она экзархная. У плауна булавовидного и других видов плауна ксилема расчленена на отдельные, местами соединяющиеся тяжи. Протоксилема также экзархная. Флоэма не только окружает тяжи ксилемы снаружи, но находится и в промежутках между ними. Этот тип стелы называют *плектостелой*

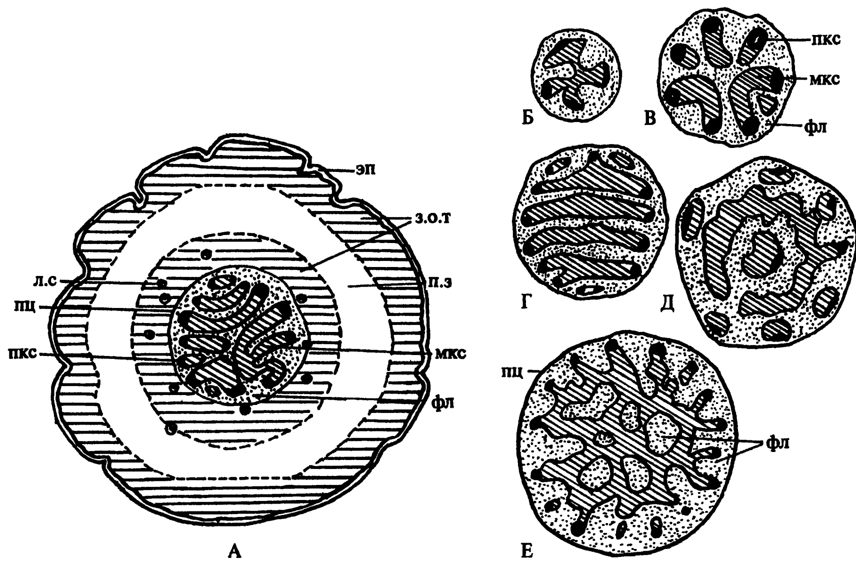


Рис. 72. Стелы плаунов: А — схема строения стебля плауна булавовидного; Б–Е — разнообразие стел у видов плауна: Б — п. редкий; В — п. годичный; Г — п. кипарисовиковидный; Д — п. Белларди; Е — п. растопыренный.
Обозначения: з.о.т — зоны одревесневших тканей первичной коры, л.с — листовой след, мкс — метаксилема, п.з — паренхимная зона первичной коры, пкс — протоксилема, пц — перицикл, фл — флоэма, эп — эпидерма

(от греч. plěktos — сплетенный). Таким образом, плаунам свойственны две модификации протостелы — актиностела и плектостела.

Метаксилема, развивающаяся центростремительно, состоит из трахеид с лестничной поровостью боковых стенок и мелкоклеточной паренхимы, контактирующей с такой же мелкоклеточной, но не одревесневающей флоэмной паренхимой. Ситовидные клетки с очень мелкими ситовидными полями на всех стенках — самые широкопросветные элементы флоэмы.

1.3. Строение стеблей папоротников

В отличие от плауновидных, представляющих собой микрофилльное направление эволюции высших растений, папоротники характеризуются макрофиллией. Лишь древовидные папоротники, произрастающие в тропиках, имеют надземные высокие прямостоячие стебли (стволы). Большинство же видов папоротников корневищные, причем корневища могут быть надземными и подземными. Наличие крупных листьев, обычно называемых вайями, с хорошо развитой проводящей системой оказывает влияние на анатомическую структуру несущих их осевых органов.

Под эпидермой расположена первичная кора, наружная часть которой состоит из более толстостенных клеток, чем внутренняя.

Для папоротников характерна *сифоностела* (от греч. siphōn — трубка). Корневища, а также черешки длинных листьев папоротника лигодиум протостеличны. Протостела, точнее гаплостела, характерна и для стеблей очень молодых спорофитов некоторых папоротников, имеющих не более одного–двух листьев. В дальнейшем, по мере развития новых листьев, в них от стелы отходят тяжи, называемые *листовыми следами*. В местах их отхождения в стеле, в области узлов, образуются *листовые лакуны*, или прорывы, заполненные паренхимой, а сама стела приобретает подковообразные очертания на поперечном срезе (рис. 73 Б). В междоузлиях стела имеет вид трубки с паренхимной *сердцевиной* внутри (рис. 73 А). У взрослых особей папоротников протостелическая структура отсутствует, и под конусом нарастания сразу закладывается сифоностела, проводящие ткани которой дифференцируются из прокамбия, располагающегося на поперечном срезе кольцом. Протоксилема в сифоностеле закладывается либо мезархно, либо эндархно.

По взаимному расположению ксилемы и флоэмы выявлены три модификации сифоностелы.

Эктофлойная сифоностела (соленоксилия) характеризуется расположением флоэмы снаружи от ксилемы. Флоэма ограничена паренхимным перициклом, контактирующим с эндодермой (ужовник, гроздовник, хельминтостахис, осмунда).

Амфифлойная сифоностела, или соленостела (от греч. sōlōn — трубка), отличается от эктофлойной наличием не только наружной, но и внутренней флоэмы. Обе флоэмы отделены от сердцевины и первичной коры перициклами и эндодермами (деннштедтия, адиантум, марсилия).

Диктиостела (от греч. diktyon — сеть) имеет вид сетчатой трубки (щитовник, кочедыжник, телиптерис и другие). Она возникает из амфифлойной сифоностелы, от которой отходят многочисленные листовые следы, поэтому в ней много листовых прорывов. Часть стелы между двумя листовыми прорывами называют *меристелой*. На поперечных срезах диктиостела состоит из расположенных кольцом отдельных меристел; каждая из них имеет вид концентрического пучка, внутри которого находится ксилема, окруженная флоэмой, перициклом и эндодермой (рис. 73 В; 74 Б). В стеле, вычлененной из корневища (это можно сделать путем мацерации* флоэмы и паренхимы), образующие сеть плотные тяжи представляют собой меристелы, а ромбические в очертании ячеи между ними — листовые прорывы (рис. 73 Г). У некоторых папоротников в стеле образуются также крупные прорывы, не связанные с листьями, — перфорации.

Более сложное строение стелы в корневище орляка. Вокруг двух мощных тяжей склеренхимы расположены меристелы, связанные с листьями, а между

* Мацерация — естественное или искусственное разъединение клеток вследствие разрушения межклеточных пектиновых пластинок.

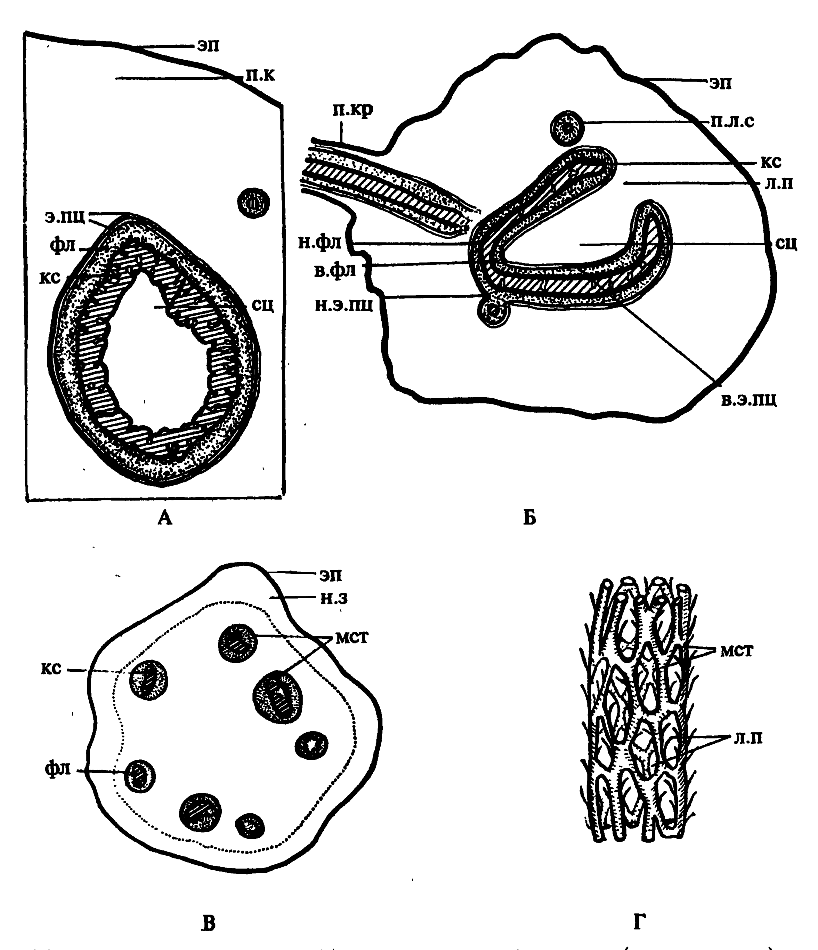


Рис. 73. Стелы папоротников: А — эктофлойная сифоностела (соленоксилия) хельминтостахиса; Б — амфифлойная сифоностела (соленостелия) адиантума; В — диктиостела телиптериса; Г — диктиостела, вычлененная из корневища путем мацерации.

Обозначения: в.фл — внутренняя флоэма, в.э.пц — внутренние эндодерма и перицикл, кс — ксилема, л.п — листовые прорывы, мст — меристелы, н.з — наружная зона первичной коры, н.фл — наружная флоэма, н.э.пц — наружные эндодерма и перицикл, п.к — паренхимная первичная кора, п.кр — придаточный корень, п.л.с — пучок листового следа, сц — сердцевина, эп — эпидерма, э.пц — эндодерма и перицикл

ними 2 стеблевых проводящих пучка. Такую стелу называют дициклической диктиостелой (рис. 74 А).

Как и у плауновидных, метаксилема папоротников состоит из трахеид с лестничными порами на боковых стенках и паренхимных клеток. У орляка и некоторых видов щитовника в ксилеме наряду с трахеидами встречаются сосуды, состоящие из более широких, чем трахеиды, члеников, имеющих лестничные поры на боковых стенках и лестничные перфорационные пластинки. Флоэма представлена ситовидными клетками с многочисленными, плотно расположенными угловатыми ситовидными полями на продольных стенках и клетками флоэмной паренхимы (рис. 74 В).

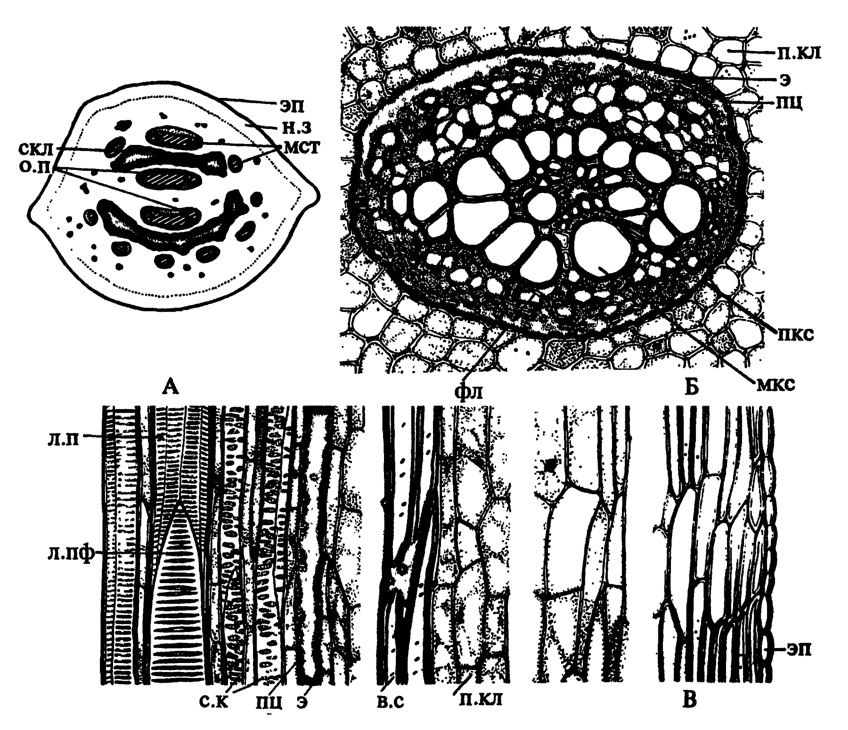


Рис. 74. Строение корневища орляка: А — общий вид дициклического корневища на поперечном срезе; Б — строение меристелы; В — фрагменты продольного среза корневища.

Обозначения: в.с — волокно склеренхимы, л.п — лестничная поровость боковых стенок сосуда, л.пф — лестничная перфорационная пластинка, мкс — метаксилема, мст — меристелы, н.з — наружная зона первичной коры, о.п — осевые проводящие пучки, п.кл — паренхимные клетки, пкс — протоксилема, пц — перицикл, с.к — ситовидные клетки, скл — склеренхима, фл — флоэма, э — эндодерма, эп — эпидерма

1.4. Строение стеблей хвощей

Хвощи называют членистостебельными растениями, так как их ребристые стебли четко разграничены на узлы и междоузлия, при этом ребра одного междоузлия чередуются с ложбинками соседних.

В ребрах под эпидермой, состоящей из клеток с инкрустированными кремнеземом оболочками, находятся тяжи неодревесневающей склеренхимы, а в ложбинках между ребрами — участки хлоренхимы, снаружи от которых в эпидерме расположены устьица. Стебель у хвоща полый, так как в его центральной части развивается крупная воздухоносная полость. Более мелкие воздухоносные полости — *валлекулярные* (от лат. vallecula — ложбинка) находятся в ложбинках (рис. 75 А–В).

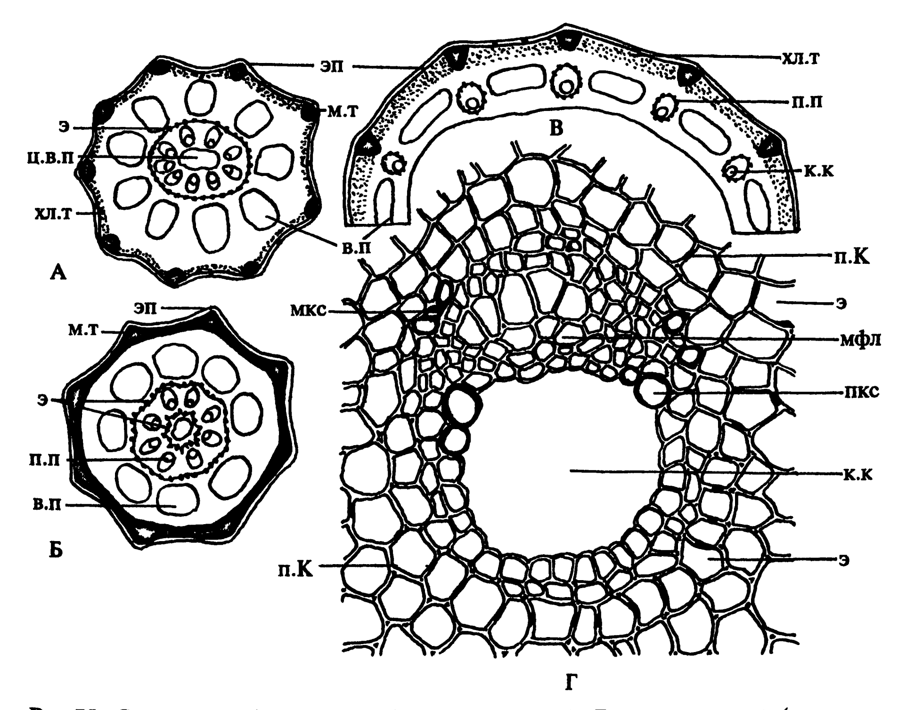


Рис. 75. Строение стеблей хвощей: А — хвощ полевой; Б — хвощ лесной (корневище); В — хвощ приречный; Г — проводящий пучок хвоща приречного.
Обозначения: в.п — валлекулярные полости, к.к — каринальные каналы; мкс — метаксилема, м.т — механическая ткань, мфл — метафлоэма, п.К — перерезанные пояски Каспари, пкс — протоксилема, п.п — проводящие пучки, хл.т — хлорофиллоносная ткань, ц.в.п — центральная воздухоносная полость, э — эндодерма, эп — эпидерма

Вдоль ребер (ребро по латыни carina) проходят ***закрытые коллатеральные*** проводящие ***пучки*** с несколькими элементами протоксилемы, частично вдающимися в ***каринальный*** водоносный канал, возникающий вследствие разрушения остальных элементов протоксилемы. Снаружи к каринальному каналу примыкает флоэма, боковые части которой ограничены двумя небольшими группами элементов метаксилемы (рис. 75 Г).

Стелу с круговым расположением проводящих пучков на поперечном срезе стебля называют ***эвстелой*** (от греч. eu — настоящий, истинный). Однако у хвощей формируется ее особая модификация, характеризующаяся своеобразием прохождения проводящих пучков по стеблю (рис. 76). В узле каждый пучок расщепляется на три веточки: одна идет в лист, а две другие соединяются с такими же веточками соответственно левого и правого соседних пучков, составляя сложные, или симподиальные, пучки, проходящие вдоль ребер нижнего междоузлия. Таким образом, свойственное хвощам членистое строение стеблей проявляется не только в их морфологии, но и в анатомо-топографических особенностях проводящей системы. В связи с этим стелу хвощей предложено называть ***артростелой*** (от лат. arthrus — членистый). Перицикла в ней нет.

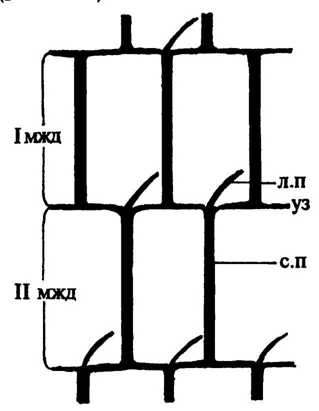


Рис. 76. Ход проводящих пучков в стебле хвоща. *Обозначения*: л.п — пучок, отходящий в лист, мжд — междоузлия, с.п — симподиальный пучок, уз — узловая зона стебля

По особенностям расположения эндодермы виды хвоща делят на три группы: с ***одной общей эндодермой***, окружающей все пучки снаружи (хвощ полевой) (рис. 75 А); с ***двумя общими эндодермами*** — наружной и внутренней, находящимися с обеих сторон от пучков (корневище хвоща лесного) (рис. 75 Б); ***с частными эндодермами***, окружающими каждый проводящий пучок в отдельности (хвощ приречный) (рис. 75 В).

2. Строение конуса нарастания побега, дифференциация и расположение постоянных тканей в стеблях семенных растений

2.1. Строение конуса нарастания

Конусы нарастания побегов голосеменных и покрытосеменных растений отличаются от таковых высших споровых отсутствием четко выраженных инициалей и тенденцией к расположению клеток апикальной меристемы несколькими слоями. В 1868 г. немецкий ботаник Дж. Ганштейн выявил

в конусе нарастания покрытосеменных три слоя клеток, названных им *гистогенами* (от греч. histos — ткань и genos — род, происхождение): *дерматоген* — самый поверхностный слой, дающий начало эпидерме; 1–5-слойная *периблема*, образующая ткани первичной коры; многослойная *плерома*, из которой развиваются ткани центрального цилиндра, или стелы. Он полагал, что каждый из этих гистогенов имеет инициальную клетку. Таким образом, их три, но они располагаются не бок о бок, как у некоторых папоротников и плаунов, а одна под другой. Морфологически эти инициальные клетки сходны с другими клетками апикальной меристемы (рис. 77 А).

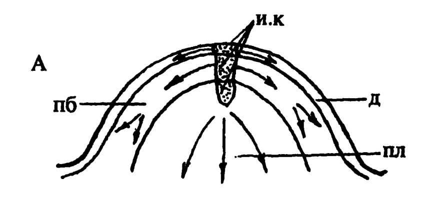
Теория Ганштейна получила широкое распространение, так как удачно связывала происхождение каждой топографической зоны стебля с определенным гистогеном, но она оказалась не универсальной. Далеко не у всех растений в конусе нарастания побега удавалось выявить три гистогена. Например, в конусе нарастания побега хмеля выражены лишь дерматоген и плерома, из которой развивается не только стела, но и первичная кора. К голосеменным теория гистогенов вообще не применима. В 1891 г. в конусе нарастания эфедры Л. Кох обнаружил только две зоны — поверхностную и внутреннюю, из которой, по его мнению, развивается, главным образом, сердцевина.

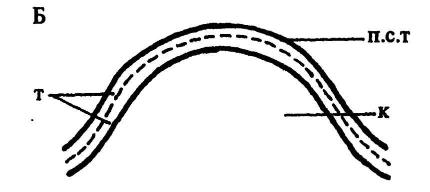
Теория Ганштейна со временем была оставлена и в современной ботанике предложенные им термины применяют главным образом к приступающим к анатомической дифференциации зонам корня.

В 1924–1928 гг. немецкие ботаники Дж. Будер и А. Шмидт разработали теорию, согласно которой в конусе нарастания стебля покрытосеменных выражены только две зоны: наружная — *туника*, и внутренняя — *корпус* (рис. 77 Б). Туника может состоять из одного или нескольких слоев клеток, у большинства двудольных растений она двухслойная. Самый поверхностный ее слой (соответствующий дерматогену Ганштейна) дает начало эпидерме. Внутренний слой или слои многослойной туники образуют ткани всей или только наружной части первичной коры. В последнем случае происхождение внутренней части первичной коры связано с корпусом. При наличии однослойной туники всю первичную кору и стелу образует корпус. Это свидетельствует об отсутствии резкой границы между туникой и корпусом по характеру их производных.

Теория туники и корпуса обращает внимание не только на гистогенную роль конуса нарастания, но и на его участие в формировании органов побега — листьев и пазушных почек. Зачатки листьев чаще всего возникают во втором слое туники, а пазушные почки закладываются в корпусе.

В 1938 г. американский ботаник А. Фостер установил неоднородность строения корпуса в конусе нарастания гинкго. Она проявляется в разных размерах клеток, особенностях строения их оболочек, степени вакуолизации, активности делений, способности окрашиваться гистологическими краси-





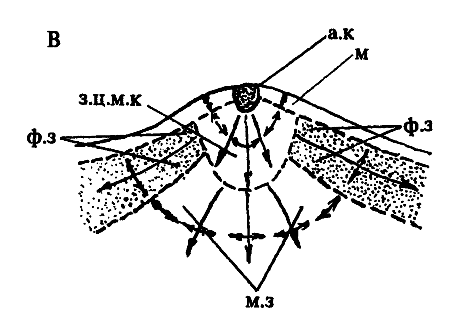


Рис. 77. Схемы строения конуса нарастания семенных растений по Ганштейну (А), Шмидту, Будеру (Б) и Фостеру (В).

Обозначения: а.к — апикальные клетки, д — дерматоген, з.ц.м.к — зона центральных материнских клеток, и.к — инициальные клетки, к — корпус, м — мантия, м.з — медуллярная зона, пб — периблема, пл — плерома, п.с.т — поверхностный слой туники, т — туника; ф.з — фланговая зона

телями, которые применяют при приготовлении постоянных препаратов срезов конусов нарастания. Верхнюю часть конуса нарастания составляет *группа апикальных клеток*, участвующих в образовании поверхностного слоя — мантии и корпуса, в котором различимы три зоны: *зона центральных материнских клеток*, находящаяся под апикальными клетками, расположенная под ней *медуллярная зона* и *фланговая зона*, прилегающая к мантии (рис. 77 В).

Центральные материнские клетки самые крупные в конусе нарастания. Они изодиаметрические, сильно вакуолизированные, слабо окрашивающиеся, с неравномерно утолщенными оболочками. Эти клетки участвуют в образовании медуллярной и фланговой зон.

Клетки медуллярной зоны нередко расположены продольными рядами, эту зону называют также стержневой. Она образует сердцевину.

Фланговая зона состоит из типичной эвмеристемы, для которой характерны мелкие, изодиаметрические, тонкостенные, крупноядерные клетки с интенсивно окрашивающимся гистологическими красителями содержимым. В отличие от остальных клеток конуса нарастания клетки фланговой

зоны делятся регулярно, участвуя в образовании листовых бугорков, прокамбия и части первичной коры.

Мантия состоит из более или менее однородных клеток. У голосеменных они делятся и периклинально, и антиклинально, у покрытосеменных клетки самого наружного слоя делятся только антиклинально (именно этот слой соответствует тунике Будера и Шмидта).

Размеры и форма конуса нарастания побега не постоянны даже у одного и того же растения. Они подвержены возрастным и сезонным изменениям. Наиболее изменчивы размеры фланговой и медуллярной зон, которые увеличиваются весной и летом, в период активной деятельности конуса нарастания, образующего метамеры побега. Осенью и зимой размеры этих зон значительно меньше. Более постоянны размеры мантии и зоны центральных материнских клеток. В период заложения листовых бугорков конус нарастания немного уплощается, после образования листового бугорка он вытягивается (рис. 78).

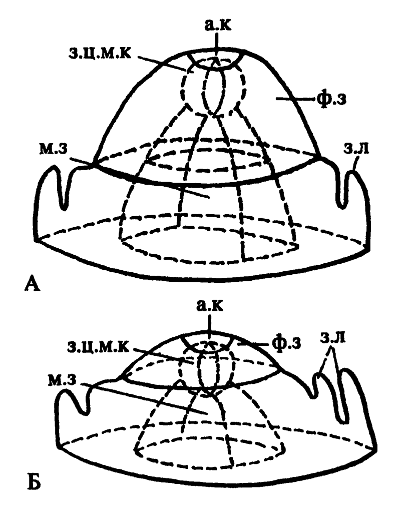


Рис. 78. Конус нарастания пихты в период вегетации (А) и состоянии покоя (Б).
Обозначения: а.к — апикальные клетки, з.л — зачатки листьев, з.ц.м.к — зона центральных материнских клеток, м.з — медуллярная зона, ф.з — фланговая зона

Зональность — не изначальное свойство конуса нарастания, в разные периоды жизни растения она выражена по разному.

У проростков конус нарастания имеет только мантию и зону центральных материнских клеток. В вегетативной фазе развития растения, когда происходит образование метамеров побега, в конусе нарастания хорошо выражены все зоны, наиболее активную роль играет фланговая, участвующая в заложении зачатков листьев. В ней много делящихся клеток и, в связи с этим, велико общее содержание ДНК. Деления клеток в остальных зонах происходят значительно реже. Это прежде всего относится к зоне

центральных материнских клеток, составляющей главную часть так называемой *меристемы ожидания*.

Наиболее продолжительна вегетативная фаза апикальной меристемы у растений с моноподиальным нарастанием побегов. У некоторых хвойных, например, конус нарастания верхушечной почки может находится в этой фазе несколько сотен лет.

Остальные фазы свойственны конусам нарастания симподиально ветвящихся побегов. В префлоральной фазе, когда закладываются зачатки цветков или соцветий, активизируется меристема ожидания, ее клетки приступают к делениям. В это время общее содержание ДНК во внутренней части конуса нарастания и во фланговой зоне более или менее одинаково. В фазе цветения и следующей за ней фазе плодоношения митотические процессы затухают, зональность исчезает, конус нарастания прекращает свое существование.

Таким образом, конус нарастания побега представляет собой очень важную морфогенетическую часть растения. Сезонные и возрастные изменения безусловно свойственны и конусам нарастания всех споровых архегониальных растений, но в этом отношении они изучены гораздо хуже конусов нарастания семенных растений.

Рассмотрим теперь развитие специальных меристем, дающих начало постоянным тканям стеблей у голосеменных и двудольных растений.

На некотором расстоянии от конуса нарастания, в субапикальной части верхушки побега, на уровне расположения молодых листовых бугорков, там, где интеркалярный рост оси практически еще не начался или он очень слабый, намечаются будущие топографические зоны стебля, в образовании каждой из которых участвуют определенные зоны конуса нарастания. Из наружного слоя мантии дифференцируется *протодерма*. Происхождение *основной меристемы*, образующей ткани первичной коры стебля, связано либо только с внутренними слоями мантии, либо также и с наружными слоями фланговой зоны конуса нарастания. Из медуллярной зоны возникает основная меристема, образующая паренхимные клетки будущей сердцевины. Таким образом, основная меристема располагается в центральной части развивающегося стебля и на его периферии — под протодермой. Между этими двумя зонами основной меристемы находится *эвмеристема*, представляющая собой продолжение фланговой зоны конуса нарастания. Она составляет полый, слегка расширяющийся книзу цилиндр, имеющий на поперечном срезе вид кольца, которое называют *образовательным*, так как оно дает начало стеблевому прокамбию, а слагающую его меристему — *остаточной*, так как она непосредственно связана с фланговой меристемой (рис. 79 А, Б–2).

Расположение меристем в субапикальной области верхушки побега соответствует расположению будущих топографических зон стебля: покровной,

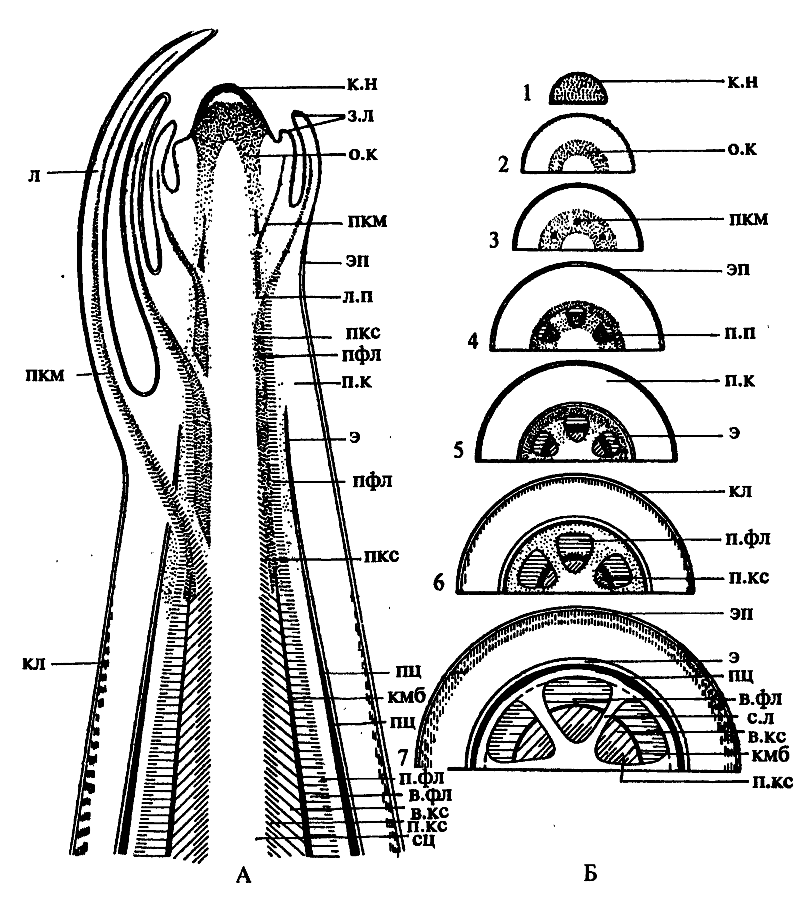


Рис. 79. Дифференциация топографических зон и постоянных тканей в стебле двудольного растения: А — продольный срез верхней части побега; Б (1–7) — последовательные стадии развития анатомической структуры стебля на серии поперечных срезов.

Обозначения: в.кс — вторичная ксилема, в.фл — вторичная флоэма, з.л — зачатки листьев, кл– колленхима, кмб — камбий, к.н — конус нарастания, л — лист, л.п — листовой прорыв, о.к — образовательное кольцо, п.к — первичная кора, пкм — прокамбий, пкс — протоксилема, п.кс — первичная ксилема, п.п — проводящий пучок, пфл — протофлоэма, п.фл — первичная флоэма, пц — перицикл, с.л — сердцевинный луч, сц — сердцевина, э — эндодерма, эп — эпидерма

зоны первичной коры и зоны центрального цилиндра, наружная часть которого представлена на поперечном срезе образовательным кольцом.

Протодерму и основную меристему часто называют полумеристемами, так как они отличаются от эвмеристемы большими размерами и более сильной вакуолизацией клеток, в связи с начинающимся их растяжением. Клетки сохраняют способность к делениям, приводящим иногда к утолщению формирующегося стебля. Это утолщение называют первичным, в отличие от вторичного, обусловленного в типичном случае деятельностью камбия. *Первичное утолщение* называют *кортикальным*, если оно происходит в зоне первичной коры (cortex), как у подорожника, и *медуллярным*, если активно делятся клетки будущей сердцевины (medulla), как у недотроги.

2.2. Заложение прокамбия и дифференциация проводящих тканей. Общий план строения эвстелы у голосеменных и двудольных покрытосеменных растений

Как уже было отмечено, у папоротников, хвощей и плаунов прокамбий в первую очередь закладывается в осевой части побега. У семенных растений развитие стеблевого прокамбия инициируют зачатки листьев. В основании молодого листового зачатка образуется небольшой очаг делящихся клеток. Мелкие клетки, образовавшиеся в результате этих делений, постепенно вытягиваются в длину, становятся прозенхимными, заостренными на концах, что характерно для клеток прокамбия. В дальнейшем заложившийся в виде тяжа прокамбий развивается как акропетально — к верхушке листового бугорка, так и базипетально — вниз по коровой части стебля, которую он пересекает под некоторым углом к его продольной оси и постепенно приближается к образовательному кольцу (рис. 79 А). В основании каждого листового зачатка у голосеменных и двудольных покрытосеменных растений закладывается от одного до пяти — семи (редко больше) прокамбиальных тяжей, каждый из которых дает начало одному проводящему пучку. Совокупность всех пучков, входящих из листа в стебель, называют *листовым следом*. В настоящее время появилась тенденция называть листовым следом каждый из этих пучков. Удлиняющиеся тяжи прокамбия, соответствующие будущим пучкам листовых следов, приблизившись внутренними концами к образовательному кольцу, стимулируют деления его клеток, предшествующие развитию стеблевого прокамбия, который оказывается, таким образом, непосредственным продолжением прокамбия листового (рис. 79 А). Лишь в узловых зонах стеблей некоторых растений могут закладываться тяжи собственно стеблевого прокамбия, но они образуют обычно лишь анастомозы между пучками листовых следов. В образовательное кольцо входят прокамбиальные тяжи из листовых зачатков разного возраста. Если листовой след многопучковый, то тяжи прокамбия в основании листового зачатка закладываются не одновременно, а последовательно, самые молодые из

них развиваются медленнее; позднее достигают образовательного кольца и входят в него на разных уровнях. Этим объясняется тот факт, что развивающиеся в образовательном кольце тяжи стеблевого прокамбия имеют разную толщину.

Появление в образовательном кольце отдельных тяжей прокамбия приводит к его разделению на будущие пучковую и межпучковую зоны, клетки последней дифференцируются в паренхимные клетки *сердцевинных лучей*, соединяющих сердцевину стебля с первичной корой (рис. 79 Б, 4–7). Если прокамбий формируется только во внутренней части образовательного кольца, то его наружная часть образует *перицикл* (рис. 79 Б-7). Если прокамбий развивается по всей толщине образовательного кольца, то перицикла в таких стеблях не бывает.

Из тяжей прокамбия образуются коллатеральные (рис. 80) или биколлатеральные проводящие пучки.

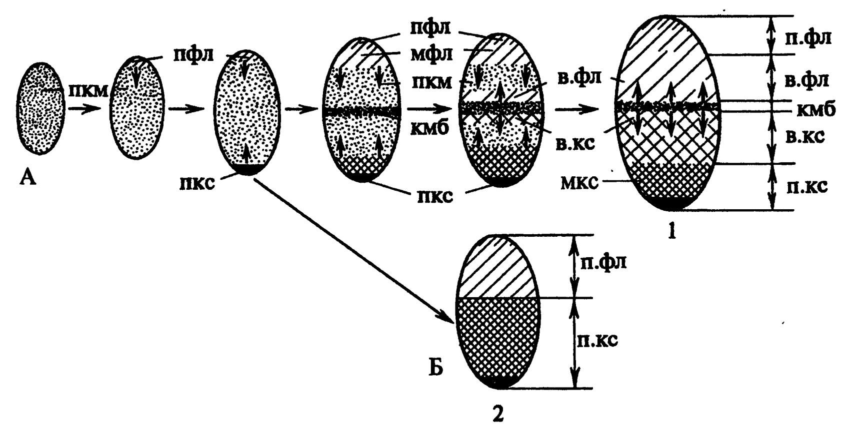


Рис. 80. Дифференциация открытого (А) и закрытого (Б) коллатеральных пучков. *Обозначения*: в.кс — вторичная ксилема, в.фл — вторичная флоэма, кмб — камбий, мкс — метаксилема, мфл — метафлоэма, пкм — прокамбий, пкс — протоксилема, пфл — протофлоэма

Их развитие начинается с дифференциации самых наружных клеток прокамбия в элементы протофлоэмы, с внутренней стороны от которой дифференцируются элементы метафлоэмы. Таким образом, первичная флоэма закладывается экзархно и развивается центростремительно.

Вскоре после образования протофлоэмы внутренние клетки прокамбия дифференцируются в элементы протоксилемы, снаружи от которой затем появляется метаксилема. Следовательно, первичная ксилема закладывается эндархно, а ее дальнейшее развитие осуществляется центробежно, навстречу первичной флоэме.

У голосеменных и двудольных покрытосеменных растений еще до окончания дифференциации прокамбия в первичные проводящие ткани, из среднего слоя его клеток вычленяются клетки *камбия*. При этом клетки прокамбия делятся периклинально, то есть тангентальными перегородками, параллельными поверхности органа. В результате этих делений образуются характерные для камбия более или менее таблитчатые на поперечном срезе клетки, расположенные в один слой. Клетки камбия, делясь периклинально, отчленяют от себя наружу и внутрь клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичных флоэмы и ксилемы. Начавшееся вторичное утолщение некоторое время идет одновременно с продолжающейся дифференциацией клеток прокамбия в элементы первичных проводящих тканей. После ее окончания увеличение объема проводящих тканей осуществляется только камбием. Вторичное утолщение, обусловленное деятельностью камбия, по своему характеру напоминает вставочный рост: вторичные ткани вклиниваются между первичными, отодвигая к периферии первичную флоэму. Развивающийся таким образом коллатеральный проводящий пучок называют открытым (рис. 80 А), в отличие от закрытого, состоящего только из первичных проводящих тканей (рис. 80 Б).

При формировании биколлатерального проводящего пучка первичная флоэма дифференцируется и из наружных, и из внутренних клеток прокамбия, а затем эндархно закладывается первичная ксилема. Дальнейшее развитие биколлатерального пучка происходит так же, как и коллатерального; биколлатеральные пучки всегда открытые. При наличии сплошного кольца прокамбия порядок дифференциации первичных проводящих тканей тот же, что и при развитии отдельных пучков, только флоэма и ксилема будут располагаться на поперечном срезе стебля сплошными кольцами, вставленными одно в другое.

Стелу, характеризующуюся расположением открытых проводящих пучков вокруг сердцевины или наличием трубчатого цилиндра ксилемы, снаружи от которого находится цилиндр флоэмы, называют *эвстелой* (от греч. eu — хорошо). Таким образом, эвстела может иметь пучковое и непучковое (сплошное) строение. Внешне она похожа на сифоностелу, но отличается от нее способностью ко вторичному утолщению вследствие развития камбия и наличием сердцевинных лучей, широких при пучковом строении и очень узких, иногда плохо различимых — при сплошном строении проводящей системы стебля.

Наличие общего плана строения эвстелы не исключает, однако, возможности разных ее модификаций, что вместе с разными вариантами строения первичной коры и сердцевины определяет многообразие анатомических особенностей стеблей двудольных растений.

2.3. Разнообразие типов анатомического строения междоузлий двудольных растений

Эпидерма стеблей имеет обычное для этой ткани строение. В ней хорошо развиты устьица, у некоторых растений она образует разнообразные волоски.

У представителей семейства гвоздичных, многих лютиковых и других растений *первичная кора* состоит из паренхимы, 1–2 наружных слоя которой могут дифференцироваться в *хлоренхиму* (рис. 81 А). У большинства двудольных первичная кора состоит из двух тканей: *паренхимы* и *колленхимы*, которая у подсолнечника и кирказона располагается сплошным субэпидермальным слоем (рис. 82 А, Б). У зонтичных, губоцветных, подмаренника колленхима составляет отдельные тяжи (рис. 81 Б; 82 В). Нередко колленхима отделена от эпидермы нешироким слоем хлоренхимы, состоящей из более или менее изодиаметрических клеток. У табака (махорки) хлоренхима имеет вид палисадной ткани (рис. 81 Г). Колленхима чаще всего уголковая, в стеблях с активным вторичным утолщением, как у подсолнечника, она обычно пластинчатая, реже встречается рыхлая колленхима, как у красавки.

Под колленхимой находится паренхимная часть первичной коры. В ее клетках могут быть зерна запасного крахмала, кристаллы оксалата кальция, дубильные вещества. В паренхиме первичной коры много межклетников, у некоторых растений, например, у подсолнечника, представителей семейства зонтичных (рис. 82 А, В), в ней развиваются *схизогенные вместилища* выделений, а у молочая (рис. 82 Д) — *млечники* и диффузно расположенные *волокна* склеренхимы.

Самый внутренний паренхимный слой первичной коры, граничащий со стелой, топографически соответствует эндодерме, однако, за очень редким исключением, оболочки его клеток имеют пояски Каспари. Клетки содержат обычно много крахмальных зерен, поэтому этот слой называют *крахмалоносным влагалищем*.

Стела, или центральный цилиндр, состоит из двух или трех зон: перицикла (который может отсутствовать), *проводящего цилиндра* и *сердцевины*.

Чаще всего перицикл состоит из паренхимы или паренхимы и склеренхимы, которая непосредственно примыкает к крахмалоносному влагалищу. Особенно мощное ее развитие свойственно стеблям кирказона и многих гвоздичных, на поперечных срезах стеблей которых она располагается сплошными кольцами (рис. 81 А; 82 Б). Отдельные тяжи слабо одревесневающей перициклической склеренхимы характерны для стеблей вьюнка, калистегии (рис. 81 В).

В стеблях сложноцветных, лютиковых, зонтичных и представителей других семейств (рис. 82 А, В–Д), не имеющих перицикла, крахмалоносное влагалище примыкает к тяжам толстостенных волокон, армирующих проводящие пучки. Это *волокна протофлоэмы*, так как они образуются из наружных клеток прокамбия. У некоторых растений они заканчивают дифференциацию

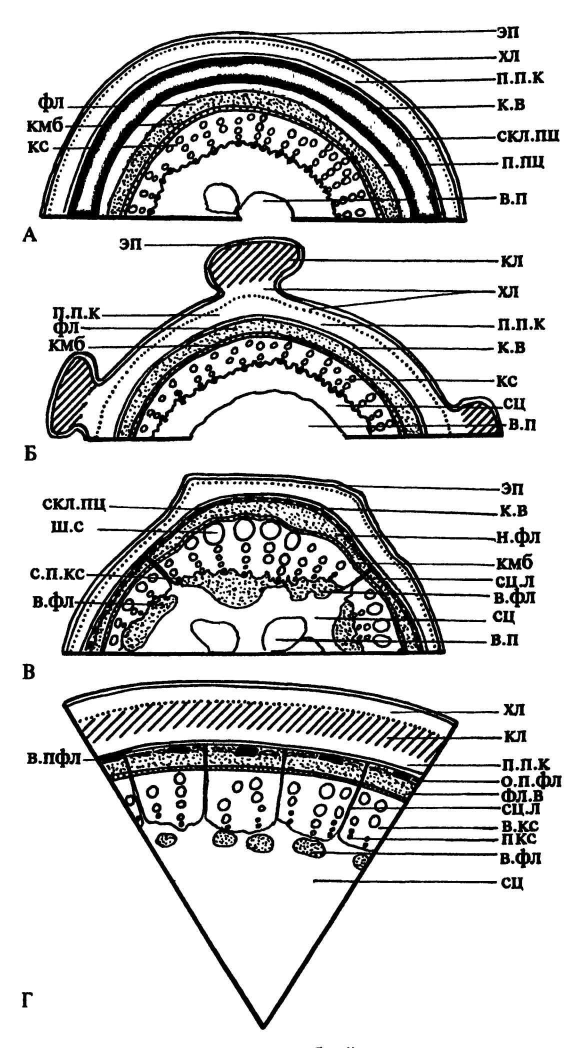


Рис. 81. Типы анатомического строения стеблей двудольных растений: А — мыльнянка; Б — подмаренник; В — калистегия; Г — табак–махорка.

Обозначения: в.кс — вторичная ксилема, в.п — воздухоносная полость, в.пфл — волокна протофлоэмы, в. фл — внутренняя флоэма, к.в — крахмалоносное влагалище, кл — колленхима, кмб — камбий, кс — ксилема, н.фл — наружная флозма, о.п.фл — облитерированная первичная флоэма, пкс — протоксилема, п.п.к — паренхима первичной коры, п.пц — паренхима перицикла, скл.пц — склеренхима перицикла, с.п.кс — сосуды первичной ксилемы, сц — сердцевина, сц.л — сердцевинный луч, фл — флоэма, фл.в — вторичная флоэма, хл — хлоренхима, ш.с — широкопросветный сосуд вторичной ксилемы, эп — эпидерма

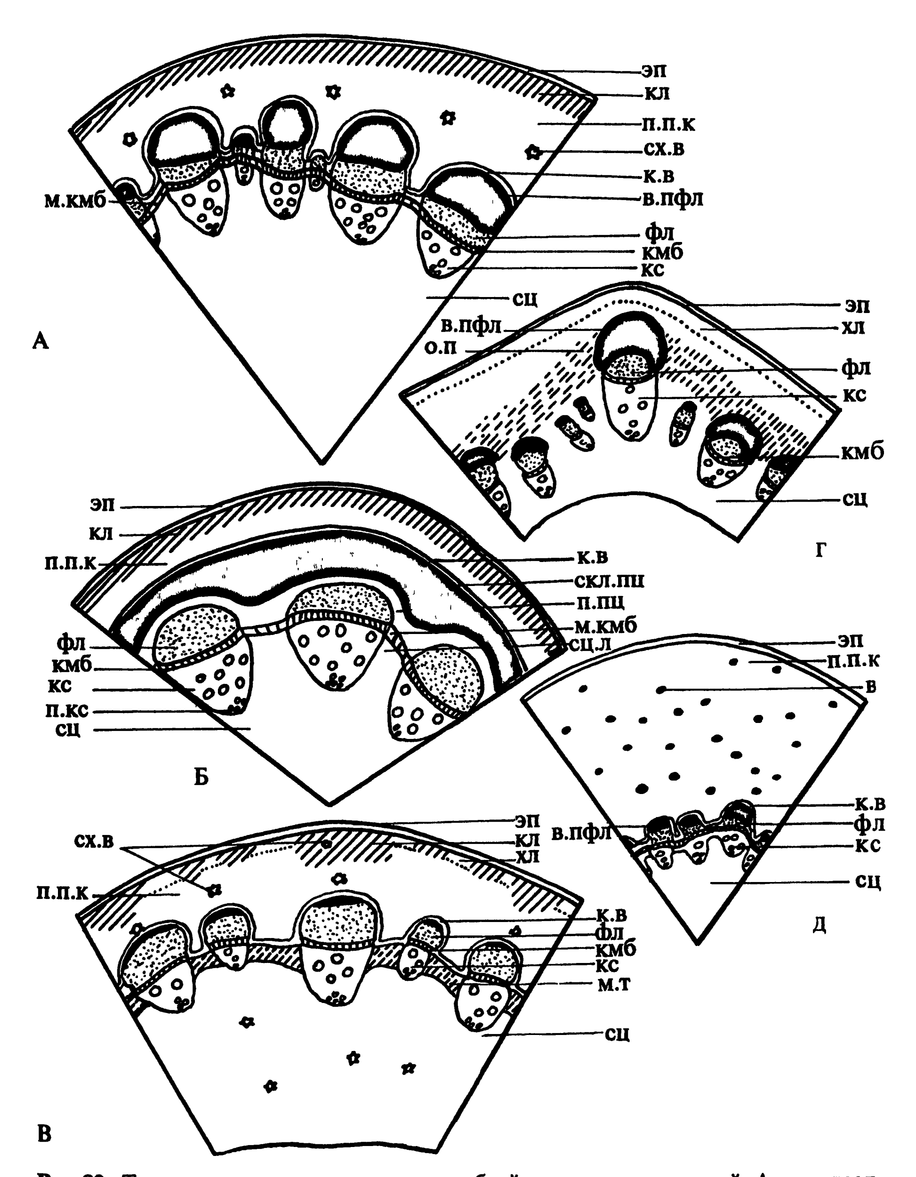


Рис. 82. Типы анатомического строения стеблей двудольных растений: А — подсолнечник; Б — кирказон; В — борщевик; Г — живокость; Д — молочай.
Обозначения: м.кмб — межпучковый камбий, сх.в — схизогенное вместилище выделений; остальные обозначения те же, что на рис. 81

поздно, когда растение уже зацветает. С внутренней стороны от этих волокон располагаются недолговечные тонкостенные элементы первичной флоэмы.

Таким образом, у большинства растений в наружной части стелы развивается механическая ткань, обеспечивающая устойчивость стеблей к действию статических нагрузок, обусловленных, прежде всего, массой листьев, цветков, плодов. Однако эти механические ткани имеют разное происхождение: в одном случае — это производные прокамбия, в другом они возникают из наружных слоев клеток образовательного кольца и представляют собой перициклическую склеренхиму.

Разные варианты строения проводящей системы в стеблях двудольных тесно связаны с особенностями заложения прокамбия. Это было показано исследованиями русского ботаника С. П. Костычева в 1917–1920 гг. Однако он не уделил внимания самым ранним стадиям развития прокамбия, который у всех растений закладывается в образовательном кольце отдельными тяжами. Дальнейшие особенности развития прокамбия связаны с разной меристематической активностью образовательного кольца.

Последовательные стадии развития прокамбия и главнейшие типы строения проводящего аппарата у разных двудольных растений схематически показаны на рис. 83.

Цифрами 1, 2, 3 обозначены поперечные срезы конуса нарастания (1) и ниже расположенных зон стебля, в которых уже дифференцированы его будущие топографические зоны: первичная кора и центральный цилиндр, или стела (2), и показаны первые тяжи прокамбия внутри образовательного кольца (3). Дальнейшее развитие прокамбия может осуществляться в 4 направлениях:

1) путем разрастания прокамбиальных тяжей по всей толщине образовательного кольца (4 а);
2) путем частичного разрастания прокамбиальных тяжей только во внутренней части образовательного кольца (4 б);
3) путем увеличения числа прокамбиальных тяжей и их разрастания в тангентальном направлении, что приводит к их значительному уплотнению, хотя между ними и остаются промежутки, соответствующие сердцевинным лучам (4 в);
4) путем соединения прокамбиальных тяжей в замкнутое или почти замкнутое кольцо (4 г).

Первое направление (4 а) приводит к образованию пучкового строения эвстелы без перицикла (5 а–5 в). Стелы различаются не столько строением пучков, обычно армированных снаружи тяжами протофлоэмных волокон, сколько особенностями строения межпучковых зон, представляющих собой сердцевинные лучи.

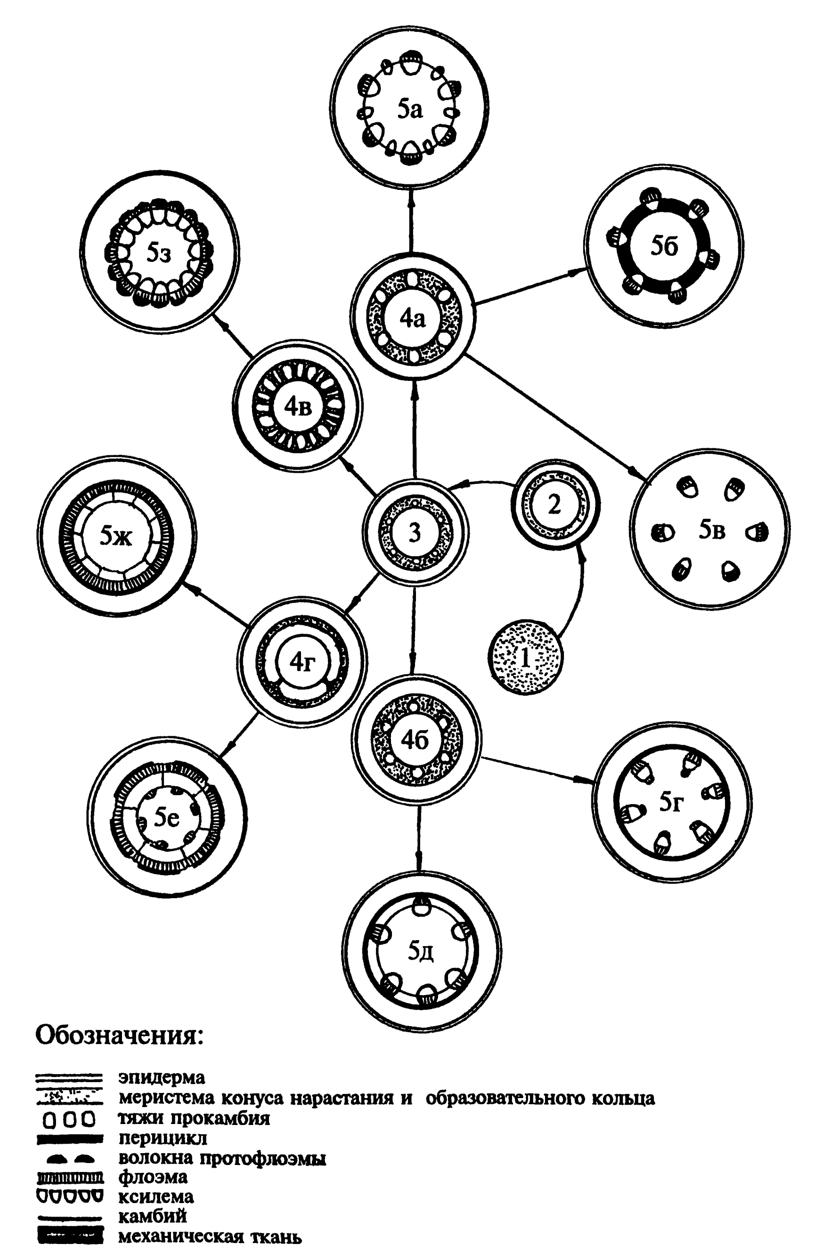


Рис. 83. Основные типы строения стеблей двудольных растений

Так, у подсолнечника (5 а) в лучах дифференцируется межпучковый камбий, соединяющий участки пучкового камбия. Межпучковый камбий (рис. 84) образует паренхимные клетки сердцевинных лучей. В широких лучах могут появиться и участки пучкового камбия, образующего вторичные проводящие ткани, составляющие добавочные проводящие пучки. В отличие от остальных, более крупных пучков, представляющих собой пучки листовых следов, добавочные пучки не имеют первичных проводящих тканей и протофлоэмных волокон (рис. 84).

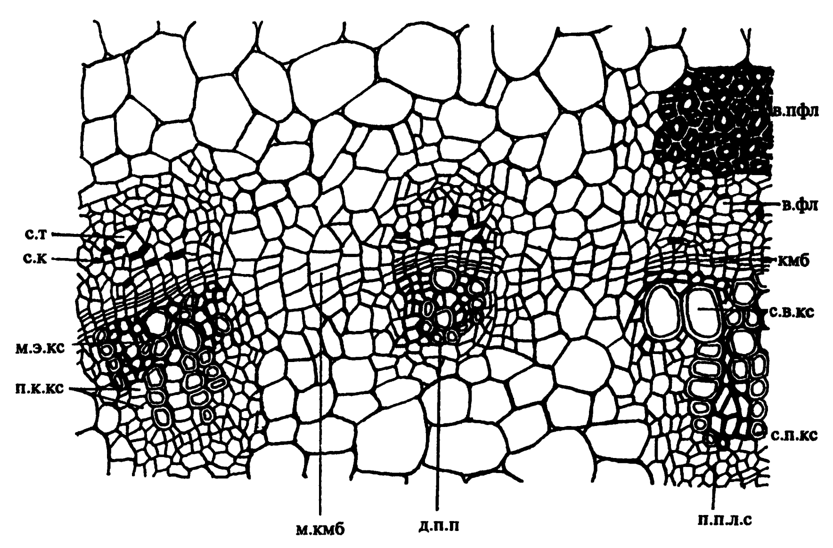


Рис. 84. Фрагмент поперечного среза стебля подсолнечника.
Обозначения: в.пфл — волокна протофлоэмы, в.фл — вторичная флоэма, д.п.п — добавочный проводящий пучок, кмб — пучковый камбий, м.кмб — межпучковый камбий, м.э.кс — механические элементы ксилемы, п.к.кс — паренхимные клетки ксилемы, п.п.л.с — проводящий пучок листового следа, с.в.кс — сосуд вторичной ксилемы, с.к — сопровождающая клетка, с.п.кс — сосуд первичной ксилемы, с.т — ситовидная трубка

У растений из семейства зонтичных (5 б) межпучковый камбий работает слабо. Иногда в межпучковой области формируются, как и у подсолнечника, добавочные пучки, но они обычно очень мелкие, неполные, чаще всего состоят только из вторичной флоэмы. Наружная зона сердцевинных лучей паренхимная, внутренняя, находящаяся между ксилемными участками проводящих пучков, сложена клетками с толстыми одревесневшими оболочками (82 В).

У лютика и других представителей семейства лютиковых межпучковый камбий не закладывается (5 в), а у самого лютика и деятельность пучкового камбия незначительна.

Схемы 5 г и 5 д демонстрируют пучковое строение стелы с перициклом, наружная часть которого состоит из склеренхимы, внутренняя, прилегающая к проводящим пучкам, — из паренхимы.

У кирказона (5 д) развивается межпучковый камбий, образующий паренхиму широких сердцевинных лучей (рис. 82 Б); у представителей семейства тыквенных (5 г) межпучкового камбия в зрелых стеблях нет, проводящие пучки биколлатеральные. У тыквы они расположены в два круга.

Стелы со сплошными кольцами проводящих тканей (5 е, 5 ж) и перициклами свойственны стеблям многих гвоздичных (5 ж) (рис. 81 А), стелы стеблей представителей семейств вьюнковых, ластовневых и других отличаются от них строением перицикла, в котором склеренхима расположена отдельными тяжами, и наличием внутренней флоэмы (5 е) (рис. 81 В).

В однолетних стеблях древесных растений пучки листовидных следов сомкнуты, обычно они армированы снаружи волокнами протофлоэмы (5 з).

Сердцевина составляет самую внутреннюю часть эвстелы. Ее очертания на поперечных срезах стеблей сильно варьируют. У ольхи, например, она обычно выемчато-треугольная, у ясеня — четырехугольная, у тополя — пятиугольная, у дуба — звездчато-пятиугольная, у травянистых растений — чаще всего извилисто-многоугольная. Разные очертания зависят от числа крупных пучков листовых следов, вдающихся в сердцевину, что в свою очередь, связано с особенностями листорасположения.

Сердцевина состоит из паренхимных клеток, нередко расположенных продольными рядами. Это можно видеть на продольных срезах стеблей. Наружная, примыкающая к протоксилеме, часть сердцевины, называемая *перимедуллярной зоной*, состоит из более мелких, более толстостенных и более плотно соединенных клеток, чем внутренняя. Перимедуллярная зона особенно хорошо выражена у древесных растений.

У травянистых растений клетки, слагающие сердцевину, обычно живые. У большинства древесных растений они с возрастом отмирают, но у бука могут сохранять живое содержимое до 40 лет. В клетках сердцевины откладывается крахмал, у некоторых растений они накапливают масла, дубильные вещества, нередко в них встречаются кристаллы оксалата кальция.

Сердцевина не всегда имеет однородное строение. Среди тонкостенных клеток в ней могут находится группы клеток с толстыми одревесневающими оболочками, как у некоторых видов яблони.

У зонтичных, некоторых сложноцветных в сердцевине, как и в первичной коре, развиваются схизогенные вместилища выделений, у колокольчика — млечники, у липы — слизевые клетки. Часто в сердцевину погружены участки внутренней флоэмы (рис. 81 Г).

У многих растений сердцевина в процессе развития стебля разрушается частично или полностью. В первом случае в ней возникают рексигенные воздухоносные полости разных размеров, как у гвоздичных, вьюнковых

(рис. 81 А, В), во втором — на месте сердцевины формируется одна крупная центральная воздухоносная полость, и междоузлие становится полым, как у зонтичных, губоцветных и других двудольных.

2.4. Строение стеблей двудольных растений в зоне узлов

В узлах строение проводящей системы сложнее, чем в междоузлиях, так как здесь происходит соединение листовых и веточных следов с проводящей системой главного стебля. *Веточным следом* называют проводящую систему бокового побега или еще не развившейся в побег пазушной почки.

Прокамбиальные тяжи, из которых впоследствии дифференцируются пучки листового и веточного следов, по мере приближения к образовательному кольцу блокируют развитие в нем прокамбия, и на некотором протяжении клетки образовательного кольца дифференцируются в паренхимные клетки.

В стеблях, в которых закончилась дифференциация первичных проводящих тканей, эти паренхимные клетки составляют так называемые *листовые прорывы* (лакуны) и *прорывы ветвления*. Они представляют собой зоны, на протяжении которых пучки листовых и веточных следов постепенно соединяются с проводящей системой главного стебля, и его междоузлия восстанавливают свойственное данному растению строение.

Как правило, веточный след соединяется с проводящей системой главного стебля немного выше пучков листового следа (рис. 85 А). Если листовой след представлен только одним пучком, то он соединяется с проводящей системой стебля через лакуну, возникающую в веточном следе, уже причленившемся к проводящей системе стебля, образовав в ней прорыв ветвления (рис. 85 Б–Д). В этом случае практически образуется одна лакуна, так как топографически листовая лакуна непосредственно продолжает прорыв ветвления (рис. 86 Б). Такой узел, развивающийся, например у флокса, называют *однолакунным*. Через общую лакуну могут входить в стелу стебля также три или несколько иногда соединенных между собой пучков, как, например, у ясеня и сирени. В этом случае листовые следы называют соответственно *трех-* и *многопучковыми*. У многих растений пучки трех- или многопучкового листового следа входят в проводящую систему главной оси раздельно, через собственные лакуны, а средний (медианный) пучок обычно использует лакуну веточного следа (рис. 85 Е; 86 А).

Наиболее широко у двудольных покрытосеменных растений распространены *трехлакунные* узлы, как у яблони, кизильника, липы. У бузины (рис. 85 Ж), винограда, некоторых видов магнолии узлы *многолакунные*, листовые следы у этих растений состоят из 5–7 пучков. Нередко через каждую или только среднюю лакуну входит не один, а группа пучков листового следа, как у ольхи или дуба.

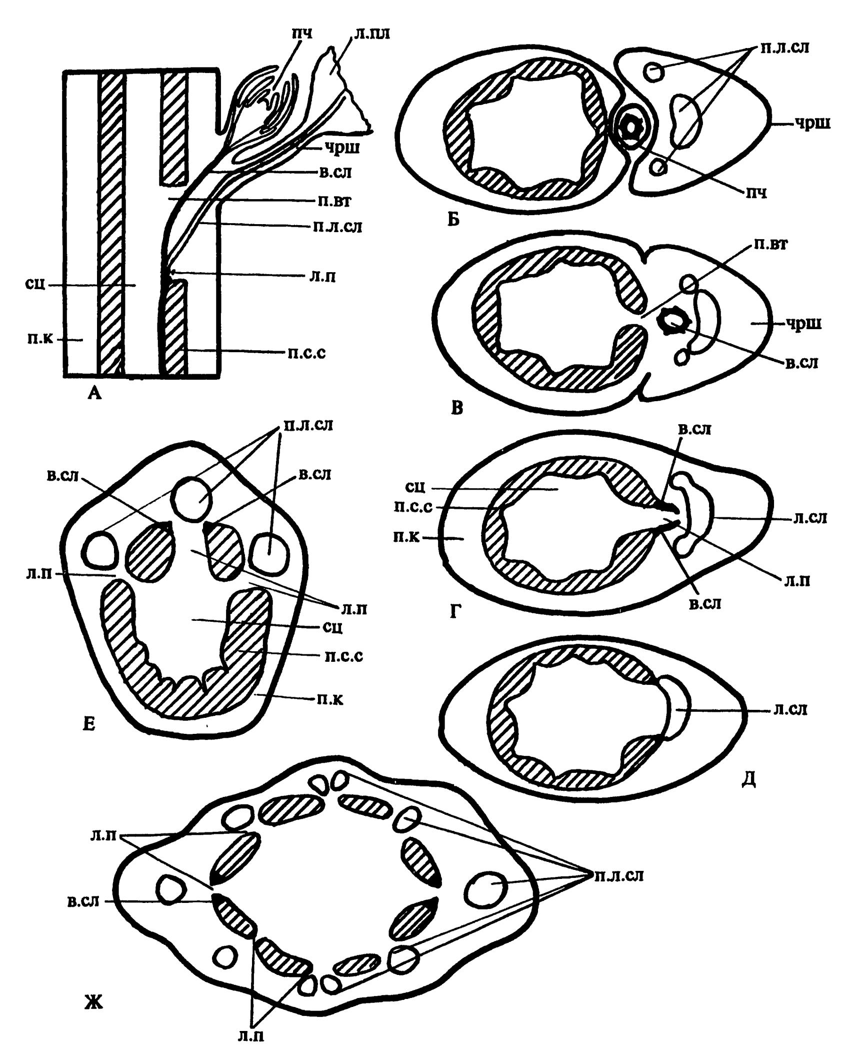


Рис. 85. Схемы строения узловых зон стеблей двудольных растений: А — соединение проводящих систем стебля, пазушной почки и листа; Б–Д — последовательные стадии соединения проводящих систем стебля, веточного следа и пучков листового следа в однолакунном узле флокса; Е — трехлакунный трехпучковый узел яблони; Ж — многолакунный узел бузины.

Обозначения: в.сл — веточный след, л.п — листовые прорывы, л.пл — листовая пластинка, л.сл — листовые следы, п.вт — прорывы ветвления, п.к — первичная кора, п.л.сл — пучки листовых следов, п.с.с — проводящая система стебля, пч — почка, сц — сердцевина, чрш — черешок

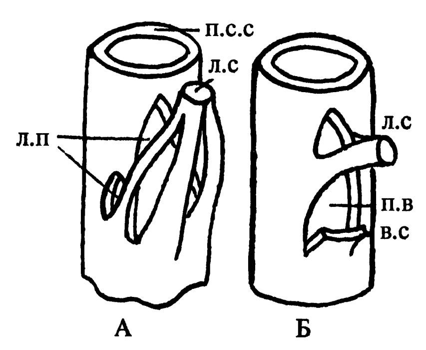


Рис. 86. Объемное изображение трехлакунного (А) и однолакунного (Б) узлов. *Обозначения*: в.с — веточный след, л.п — листовые прорывы, л.с — листовой след, п.в — прорыв ветвления, п.с.с — проводящая система стебля

Лучше всего листовые лакуны выражены в стеблях со сплошным (непучковым) строением проводящей системы, у которых лакуны на поперечных срезах имеют вид очень широких сердцевинных лучей. Но и у травянистых растений с пучковым строением проводящей системы лакуны всегда шире сердцевинных лучей.

Анатомические особенности узлов имеют важное диагностическое и систематическое значение, так как они постоянны для каждого вида. Однако у молодых растений число лакун в узлах и число пучков листовых следов обычно меньше, чем у более старых растений. Так, у дегенерии с возрастом строение узлов изменяется от трехлакунного до пятилакунного, соответственно и число пучков листового следа увеличивается от трех до пяти.

2.5. Строение междоузлий стеблей однодольных покрытосеменных растений

Конус нарастания однодольного растения имеет то же строение, что и двудольного. Однако в субапикальной зоне верхушки побега однодольных не выражено образовательное кольцо, наличие которого определяет заложение прокамбиальных тяжей вокруг сердцевины. В отличие от двудольных, у многих однодольных под конусом нарастания закладывается особая *меристема первичного утолщения*. Боковые части этой меристемы, находящиеся на уровне самых молодых листовых зачатков, состоят из клеток, расположенных радиальными рядами. Делясь периклинально, клетки этой меристемы отчленяют новые клетки преимущественно наружу, и осевая часть верхушки побега разрастается в толщину уже на небольшом расстоянии от конуса нарастания.

У злаков, например, у кукурузы, меристема первичного утолщения функционирует не очень активно (рис. 87 А). У рогоза она производит наружу большое число клеток, в результате чего листовые зачатки приподнимаются и располагаются на одном уровне с конусом нарастания (рис. 87 Б). У пальм листовые зачатки приподняты над конусом нарастания. Благодаря активности этой меристемы верхняя часть ствола приобретает значительную толщину, в основании ствола она увеличивается незначительно вследствие разрастания паренхимных клеток, подвергающихся склерификации.

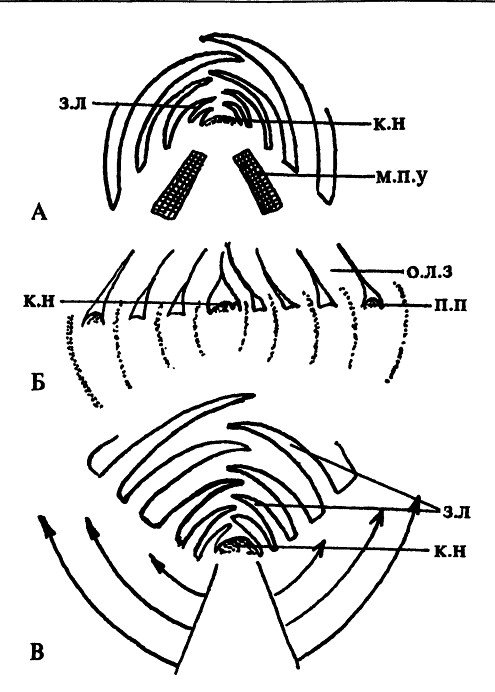


Рис. 87. Положение листовых зачатков по отношению к конусу нарастания побега однодольных растений с меристемой первичного утолщения: А — кукуруза; Б — рогоз; В — пальма.

Обозначения: з.л — зачатки листьев, к.н — конус нарастания, м.п.у — меристема первичного утолщения, о.л.з — основание листового зачатка, п.п — пазушная почка

Меристема первичного утолщения функционирует на очень коротком протяжении, и, как правило, не участвует в заложении тяжей прокамбия, которые у однодольных закладываются, как и у двудольных и голосеменных, в основании листовых зачатков, но эти тяжи более многочисленны. У пальм их может быть несколько десятков или даже сотен.

Прокамбиальные тяжи закладываются неодновременно. В первую очередь образуется тяж прокамбия, из которого в дальнейшем разовьется средняя жилка листа. Это так называемый *медианный тяж* — М. Немного позднее по бокам от него закладываются боковые, или *латеральные*, *тяжи* прокамбия — L_1, L_2, L_3, L_n. В последнюю очередь формируются тяжи, которые дифференцируются в краевые жилки листовой пластинки. Обилие входящих в стебель тяжей прокамбия или уже образовавшихся из них проводящих пучков определяет их более или менее диффузное расположение на поперечном срезе. Такой тип стелы называют *атактостелой* (от греч. ataxia — беспорядочный). Проводящие пучки в атактостеле закрытые.

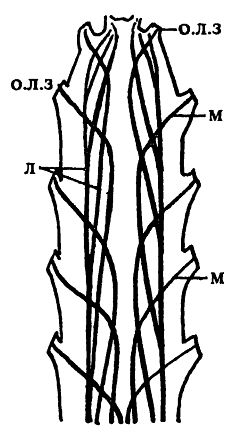


Рис. 88. Пальмовый тип прохождения проводящих пучков в стебле однодольного растения. *Обозначения*: л — латеральные пучки, м — медианные пучки, о.л.з — основания листовых зачатков

Наиболее распространен у однодольных растений *пальмовый тип* строения проводящей системы (рис. 88), при котором медианные пучки, входящие в стебель из листьев, доходят почти до его центра и развиваются вниз на протяжении нескольких междоузлий. Затем они изгибаются к периферии и обычно соединяются с другими пучками. Довольно глубоко входят в стебель и наиболее крупные латеральные пучки листовых следов, но они располагаются снаружи от медианных. Остальные пучки приурочены к периферической зоне стебля. Самые краевые пучки листовых следов могут находится непосредственно под эпидермой.

Наряду с пальмовым типом строения проводящей системы у однодольных встречается и другой тип, называемый *традесканциевым*. Он характеризуется 4-х круговым расположением пучков: в центре стебля находятся медианные пучки листовых следов; латеральные пучки располагаются вокруг них двумя концентрическими кольцами. Последний, периферический, круг состоит из собственно стеблевых пучков. В узлах медианные и латеральные пучки сильно переплетены и связаны со стеблевыми пучками.

Третий тип строения проводящей системы стебля у однодольных — *диоскорейный* — характеризуется расположением закрытых проводящих пучков в один круг, как в эвстеле большинства двудольных. Отметим, что некоторые представители двудольных, как, например, подофилл, василистник и другие имеют атактостелическое строение стебля.

Проводящие пучки у однодольных преимущественно коллатеральные (рис. 89–91), но общие очертания ксилемы и флоэмы, число составляющих метаксилему элементов варьируют. У многих однодольных водопроводящие элементы ксилемы стебля представлены только трахеидами (*гомоксильность*).

У лука, тюльпана пучки состоят из многочисленных элементов первичной флоэмы и первичной ксилемы, расположенных без особого порядка (рис. 89 А). У спаржи ксилема имеет V–образные очертания (рис. 89 Б), у рогоза ксилема и флоэма на поперечном срезе расположены группами, вытянутыми в тангентальном направлении, причем метаксилема состоит лишь из двух широкопросветных элементов. Пучки некоторых пальм и других однодольных имеют лишь один сосуд или широкопросветную трахеиду метаксилемы; тяж склеренхимы развивается только над флоэмой. У сусака, традесканции рано разрушается протоксилема, и в проводящем пучке образуется *водоносный канал* (рис. 89 В). Наряду с коллатеральными у однодольных

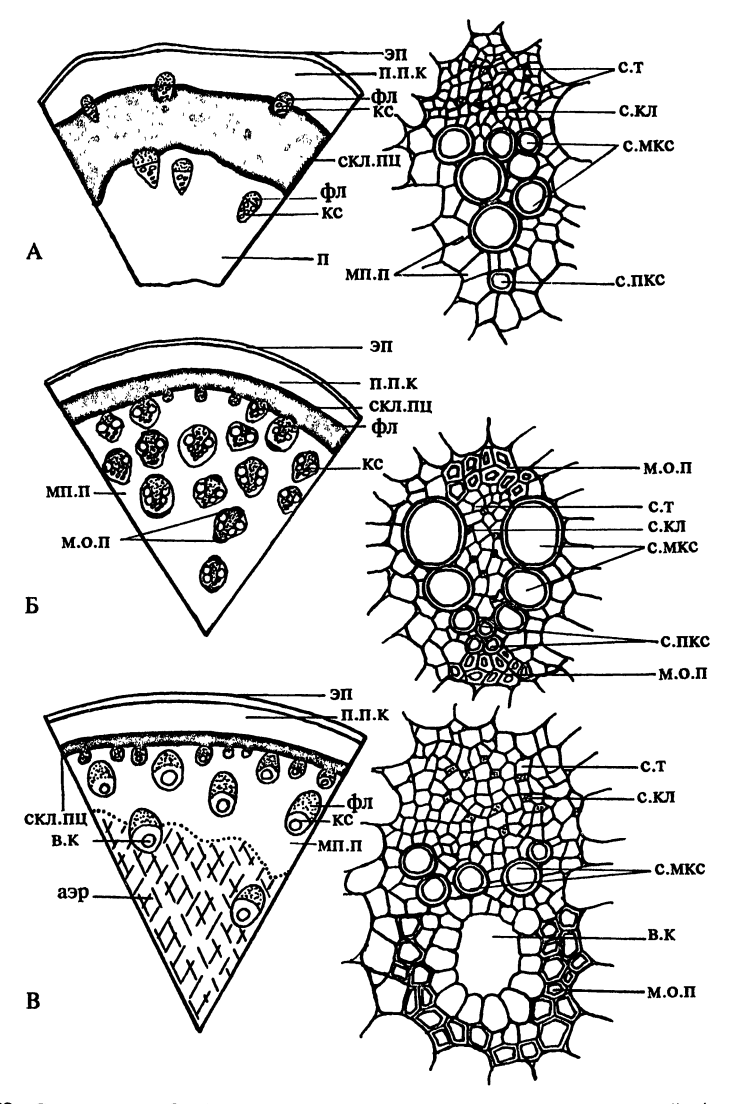


Рис. 89. Строение стеблей и проводящих пучков однодольных растений: А — лук; Б — спаржа; В — сусак.

Обозначения: аэр — аэренхима, в.к — водоносный канал, кс — ксилема, м.о.п– механическая обкладка пучка, мп.п — межпучковая паренхима, п — паренхима, п.п.к — паренхима первичной коры, с.кл — сопровождающие клетки, скл.пц — склеренхима перицикла, с.мкс — сосуды метаксилемы, с.пкс — сосуды протоксилемы, с.т — ситовидные трубки, фл — флоэма, эп — эпидерма

встречаются также концентрические амфивазальные пучки, как, например, в корневище ландыша (см. рис. 180).

Межпучковая паренхима у однодольных часто содержит идиобласты. У представителей семейства ароидных — аронника, колоказии — они представлены млечниками, у водных растений стелярная паренхима часто дифференцируется в аэренхиму (рис. 89 В).

Перицикл развит в стеблях не всех однодольных. У купены, лука, тюльпана, спаржи он хорошо выражен и состоит из многослойной одревесневшей склеренхимы (рис. 89 А–В), нередко содержащей мелкие проводящие пучки. В связи с диффузным распределением проводящих пучков на поперечных срезах стеблей и нахождением некоторых из них в субэпидермальной зоне, у многих однодольных растений четкой границы между первичной корой и стелой нет.

У растений с хорошо выраженной первичной корой она обычно паренхимная. Наружные ее слои состоят из хлоренхимы, но у традесканции в ней развиты тяжи уголковой колленхимы (рис. 90 А), однако большинству однодольных эта механическая ткань не свойственна. Лучше развита склеренхима, часто расположенная субэпидермальными тяжами. У сциндапсуса

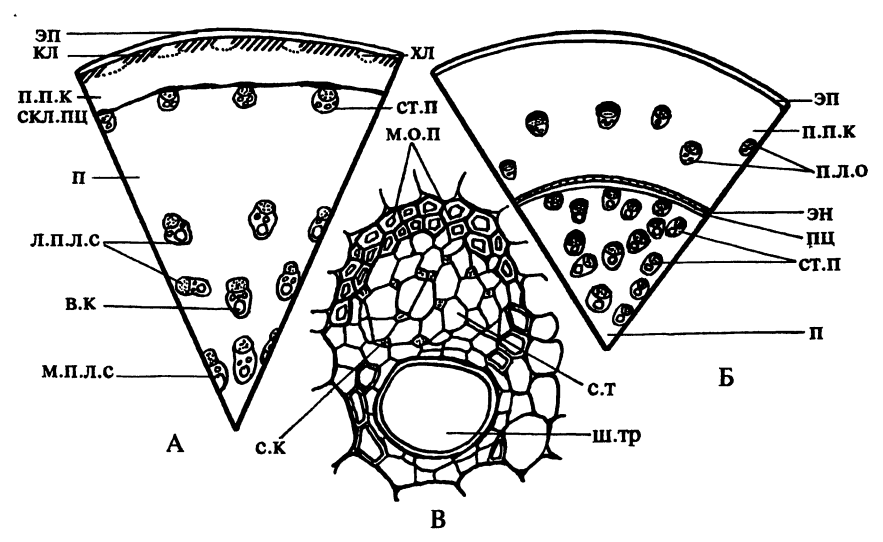


Рис. 90. Строение стеблей однодольных: А — традесканция; Б, В — сциндапсус. *Обозначения*: в.к — водоносный канал, кл — колленхима, л.п.л.с — латеральные пучки листовых следов, м.п.л.с — медианные пучки листовых следов, м.о.п — механическая обкладка пучков, п — паренхима, п.л.с — пучки листовых следов, п.п.к — паренхима первичной коры, пц — перицикл, с.к — сопровождающие клетки, скл.пц — склеренхима перицикла, с.т — ситовидная трубка, ст.п — стеблевые пучки, хл — хлоренхима, ш.тр — широкопросветная трахеида метаксилемы, эн — эндодерма, эп — эпидерма

с лежачими стеблями первичная кора очень широкая, с многочисленными, не вошедшими в стелу проводящими пучками листьев. Первичная кора имеет хорошо выраженную эндодерму с поясками Каспари в оболочках ее клеток, а в стеле выражен однослойный перицикл. В стелярных проводящих пучках ксилема представлена одной (реже — двумя) широкопросветными трахеидами (рис. 90 Б, В).

Интересно строение стеблей *злаков*. У кукурузы проводящие пучки более или менее диффузно распределены по поперечному срезу (рис. 91 А). У сорго и проса пучки смещены к периферии в связи с формированием сравнительно небольшой центральной воздухоносной полости (рис. 91 Б, В); у ржи, овса, пшеницы стебель — типичная соломина с крупной воздухоносной полостью и тенденцией к круговому расположению проводящих пучков (рис. 91 Г). Строение соломины анатомически наиболее интересно.

На поперечном срезе соломины, под эпидермой, находится субэпидермальное кольцо склеренхимы, в которое погружены островки хлоренхимы и мелкие проводящие пучки. Степень развития хлоренхимы зависит от положения на побеге исследуемого участка стебля. Если он окружен листовым влагалищем, задерживающим солнечные лучи, хлоренхимы немного или нет совсем. В участке стебля, выступающем над влагалищем, хлоренхима, а также механическая ткань развиты значительно лучше, так как отсутствие влагалища, играющего роль футляра, должно компенсироваться более мощной опорной системой.

Строение проводящих пучков злаков весьма специфично. 1–2 сосуда протоксилемы составляют короткую радиальную цепочку, остальные элементы протоксилемы в процессе развития стебля разрушаются, образуя водоносную полость. Два широкопросветных сосуда метаксилемы расположены в плоскости, перпендикулярной цепочке протоксилемы, снаружи от нее. Сосуды метаксилемы соединены между собой «мостиком» из механических элементов с толстыми одревесневшими оболочками. Флоэма состоит из расположенных в шахматном порядке ситовидных трубок и сопровождающих клеток. Пучки окружены индивидуальными склеренхимными обкладками, обычно имеющими четырехлопастные очертания (рис. 91 Б, В). Пучки, расположенные во внутренней части стелы, вытянуты в радиальном направлении и армированы двумя тяжами механической ткани (рис. 91 Е). У осок проводящие пучки «подвешены» на мощных субэпидермальных тяжах склеренхимы (рис. 91 Д).

Паренхима, в которую погружены проводящие пучки, обычно крупноклеточная, оболочки клеток нередко одревесневают. У бамбуков клетки межпучковой паренхимы превращаются в склереиды. Эта же особенность свойственна и многолетним стволам пальм.

В стеблях злаков хорошо выражены *зоны интеркалярного роста*. Они находятся в основании междоузлий и всегда защищены листовыми вла-

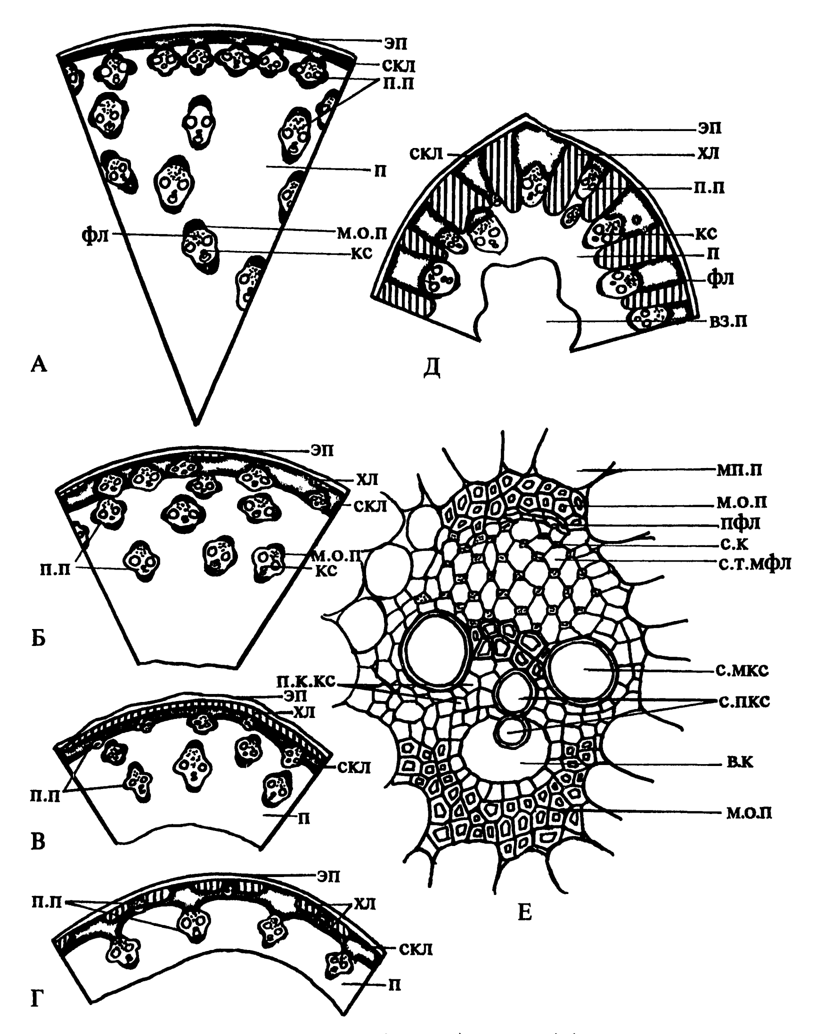


Рис. 91. Анатомия стеблей злаков (А–Г, Е) и осок (Л) А — кукуруза; Б — сорго; В — просо; Г — пшеница; Д — осока; Е — проводящий пучок злака. *Обозначения*: вз.п — воздухоносная полость, в.к — водоносный канал, кс — ксилема, м.о.п — механические обкладки пучков, мп.п — межпучковая паренхима; п — паренхима, п.к.кс — паренхимные клетки ксилемы, п.п — проводящие пучки, пфл — протофлоэма, с.к — сопровождающие клетки, скл — склеренхима, с.мкс — сосуд метаксилемы, с.пкс — сосуд протоксилемы, с.т.мфл — ситовидные трубки метафлоэмы, фл — флоэма, хл — хлоренхима, эп — эпидерма

галищами. Анатомическое строение этих участков стебля характеризуется некоторыми особенностями: в проводящих пучках оболочки сосудов и клеток механической обкладки долго не одревесневают, а клетки межпучковой паренхимы сохраняют способность к делению.

Зоны интеркалярного роста имеют очень важное значение в жизни злаков. У них из апикальной меристемы рано развиваются зачатки соцветий, которые сначала скрыты в трубках из защищающих их листовых влагалищ. Затем сформировавшееся соцветие быстро выносится вверх в результате активного интеркалярного роста в основаниях нескольких междоузлий. Кроме того, зоны интеркалярного роста способствуют поднятию стеблей после их полегания, причинами которого могут быть сильные дожди, град, ветер. Поднятие верхних метамеров стебля объясняется тем, что клетки межпучковой паренхимы начинают активно делиться на нижней, обращенной к почве стороне полегшего стебля. Рост этой стороны, которому благоприятствует влажность субстрата, а также свойственный растениям фототропизм, способствуют приподниманию верхней части стебля, а затем и его полному выпрямлению. При этом происходит удлинение проводящих пучков, возможность которого объясняется отсутствием в них одревесневших элементов.

3. Стелярная теория

Учение о принципах строения и взаимоотношениях между разными типами стел называют стелярной теорией. Выявляя существенные различия в структуре проводящей системы у представителей разных отделов высших растений, стелярная теория имеет важное эволюционное и таксономическое значение.

Основы этого учения были заложены французскими ботаниками XIX века Ф. ван Тигемом и А. Дулио, составившими первую классификацию стел. Позднее в разработке стелярной теории участвовали Ф. Боуэр, Э. Джеффри, разделивший все имеющиеся у высших растений стелы на два основных типа: протостелу и сифоностелу. Большой вклад в развитие стелярной теории внесли Г. Бребнер, В. Циммерман, а также отечественные ботаники — К. И. Мейер, А. Л. Тахтаджян и другие, уделившие большое внимание изменениям стелы в онтогенезе растения.

Исходным типом стелы, характерным для древнейших наземных растений, существовавших в силуре и девоне, например, для ринии, считают наиболее примитивную модификацию протостелы — *гаплостелу* с центрархной протоксилемой, окруженной флоэмой, нерезко отграниченной от паренхимы первичной коры. В поперечном сечении стела округлая.

Совершенствование протостелы в эволюции растений шло по пути создания оптимального соотношения между объемом и поверхностью

проводящих тканей, то есть в том же направлении, в котором происходила и морфологическая эволюция.

Это достигалось взаимодействием *двух групп факторов*: *конструктивных*, приведших к расчленению стелы на отдельные тяжи, и *физиологических*, выразившихся в усилении контактов между ксилемой и живыми тканями, что определило, с одной стороны, появление в ксилеме и флоэме наряду с проводящими также и паренхимных клеток, а с другой — развитие сердцевины.

Образование флоэмной и ксилемной паренхимы, которое называют *витализацией* (от лат. vitalis — живой) проводящих тканей, было следствием увеличения числа вариантов дифференциации прокамбия, одни из клеток которого давали начало проводящим элементам, другие — после предварительного деления поперечными перегородками — тяжам клеток продольной (тяжевой) паренхимы.

Развитие сердцевины (*медулляцию*) обычно связывают с двумя возможными процессами. Во-первых, с усилением активности дифференциации внутренних клеток прокамбия в паренхимные клетки, что приводило к образованию «смешанной» сердцевины, отмеченной у древовидных представителей плауновидных из рода лепидодендрон, произраставших в каменноугольном периоде, а также у современного папоротника осмунды королевской, сердцевина стебля которого состоит из паренхимы с включенными в нее отдельными группами спиральных трахеид.

Во-вторых, медулляцию считают следствием образования в стеле листовых прорывов, через которые, как предполагал Э. Джеффри, внутрь стелы могли врастать паренхимные клетки первичной коры. В настоящее время развитие паренхимной сердцевины объясняют происходящим с возрастом увеличением объема апикальной меристемы, сопровождающимся дифференциацией в ней нескольких топографических зон, одна из которых (медуллярная) и дает начало сердцевине. Не исключено, что в разных направлениях эволюции высших растений образование сердцевины осуществлялось разными путями.

Важнейшими факторами эволюции стелы В. Циммерман считает также усложнение строения первичной ксилемы и первичной флоэмы, выразившееся в дифференциации этих тканей на прото- и метаксилему, прото- и метафлоэму, изменение характера заложения ксилемы от центрархного к мезархному, экзархному и эндархному, а также появление эндодермы, которая у примитивных наземных растений играла роль барьера, предохранявшего растение от потери влаги. Наличие на периферии стелы перицикла, состоящего из мелких живых клеток, затрудняло поступление в эндодерму воды из стелы, а частичное опробковение оболочек составляющих ее клеток ограничивало возможность поступления в стелу синтезированных растением сахаров, которые накапливались в эндодерме в виде запасного (оберегаемого) крахмала. Совершенствование устьичного аппарата и проводящей

системы в эволюции растений приводило к постепенной утрате эндодермой барьерной роли, и в надземных стеблях семенных растений она сохранила только функции крахмалоносного влагалища.

Большое значение имела, по мнению В. Циммермана, дифференциация проводящей системы на *осевую* и *листовую*. Эволюционные преобразования стелы шли в направлении редукции осевой проводящей системы и усиления развития листовой. У покрытосеменных растений, особенно у однодольных, практически вся проводящая система стебля представлена листовыми следами.

В эволюции высших растений реализовывались разные варианты преобразования протостелы как исходного типа стелы (рис. 92).

У микрофилльных растений (плауновидных) наибольшее значение имели изменения поперечных сечений контуров проводящих тканей, прежде всего ксилемы, и ее расчленение на отдельные, местами соединяющиеся тяжи. Типичной гаплостелы у современных плауновидных нет, но актиностела и плектостела широко распространены. Преобразования стелы сопровождались изменением заложения протоксилемы от мезархного к экзархному. Вместе с этим увеличивалось количество флоэмы, которая стала располагаться не только вокруг ксилемы, как в актиностеле, но и в промежутках между ксилемными тяжами, как в плектостеле. У микрофилльных растений проводящая система преимущественно осевая, пучки листовых следов очень мелкие, их соединения со стелой не приводят к образованию в ней листовых прорывов.

Во втором направлении эволюции протостелы преобладали процессы медулляции, приведшие к образованию сифоностелы. У древнейших плауновидных, например, у *Asteroxylon elberfeldense*, она могла возникнуть путем утраты внутренними клетками прокамбия способности дифференцироваться в водопроводящие элементы и приобретении ими способности к делению поперечными перегородками, следствием чего и было появление сердцевины. Это сопровождалось изменением контуров стелы, приобретшей округлые очертания.

Сифоностела типична для папоротников. Работы К. И. Мейера (1948) показали, что осевая часть зародыша спорофита одного из видов щитовника протостелична и отграничена от первичной коры эндодермой. От этого участка стебля развивающегося спорофита отходит первый лист (рис. 93 А). При отхождении второго листа в стебле образуется эктофлойная сифоностела (соленоксилия), которая сохраняется на протяжении двух междоузлий (рис. 93 Б). Выше четвертого узла возникает амфифлойная сифоностела (соленостела) (рис. 93 В), а выше пятого узла она сменяется диктиостелой вследствие образования крупных листовых прорывов. Таким образом, в онтогенезе спорофита осуществляется смена разных вариантов стелярной структуры.

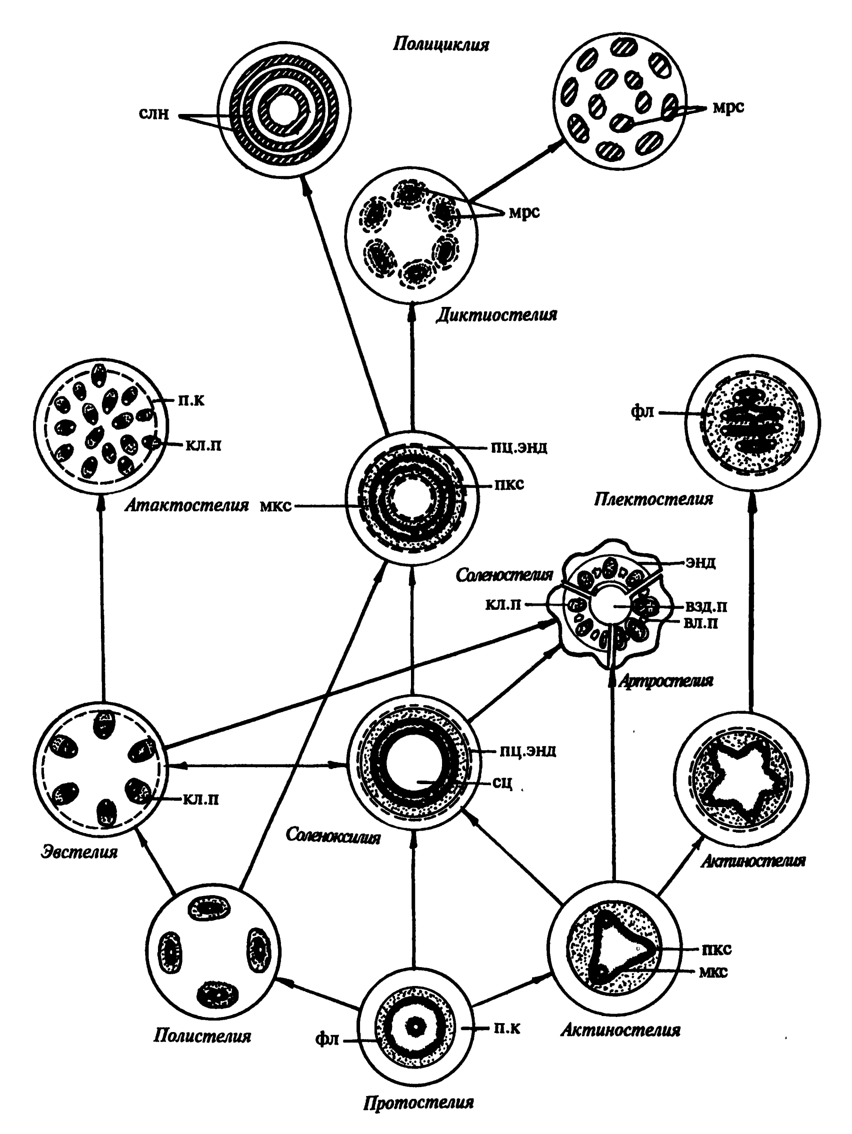


Рис. 92. Схема возможных эволюционных взаимоотношений стел (объяснение в тексте).

Обозначения: взд.п — воздухоносная полость, вл.п — валлекулярная полость, кл.п — коллатеральный пучок, мкс — метаксилема, мрс — меристелы, п.к — первичная кора, пкс — протоксилема, пц.энд — перицикл и эндодерма, слн — соленостелы, сц — сердцевина, фл — флоэма, энд — эндодерма

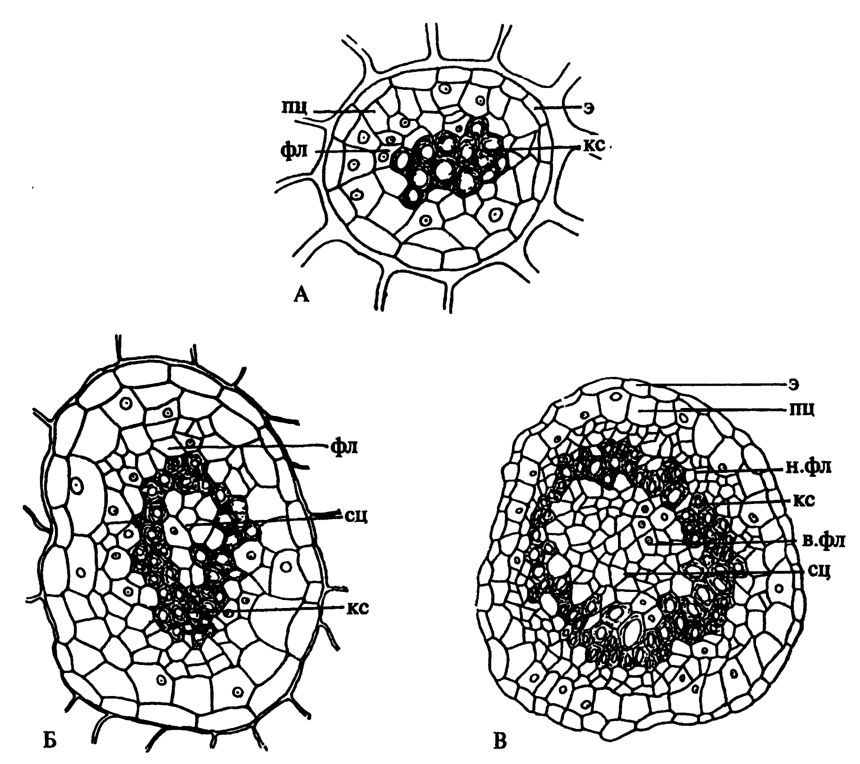


Рис. 93. Смена типов стел у молодого спорофита одного из видов щитовника: А — протостела; Б — эктофлойная сифоностела (соленоксилия); В — амфифлойная сифоностела (соленостелия).
Обозначения: в.фл — внутренняя флоэма, кс — ксилема, н.фл — наружная флоэма, пц — перицикл, фл — флоэма, сц — сердцевина, э — эндодерма

У некоторых папоротников стелы устроены более сложно, представляя собой сочетание нескольких диктиостел (мараттия) или соленостел (матония), вставленных одна в другую. Такие стелы называются *полициклическими*. Наиболее простой вариант — дициклическая диктиостела папоротника орляка (рис. 74 А). Наружные пучки отделены от двух внутренних мощными тяжами склеренхимы и паренхимой.

Третье направление эволюции протостелы, по мнению В. Циммермана, связано с возникновением *полистелии*, свойственной некоторым древнейшим представителям наземной флоры. При этом единственный прокамбиальный тяж расщепляется на отдельные тяжи, дифференцирующиеся в протостелы. Редукция внутренней части флоэмы каждой из них, переход центрархной или мезархной протоксилемы в эндархную могли привести

к образованию эвстелы, состоящей из расположенных вокруг сердцевины коллатеральных проводящих пучков. У современных эвстелических растений осевая проводящая система в значительной степени редуцирована, а развитие дифференцирующегося в пучки прокамбия инициируют зачатки листьев. Усиление мощности развития проводящей системы листьев, многочисленные пучки листовых следов которых стали размещаться по всему поперечному сечению стебля диффузно, определили эволюционное преобразование эвстелы в атактостелу. Эти стелы тесно связаны между собой. Доказательством этого, как уже было отмечено (гл. 7, п. 2.5), может служить наличие у некоторых однодольных эвстелического строения стебля либо на всем его протяжении (некоторые диоскореи), либо только в нижних междоузлиях, а также атактостеличность стеблей некоторых двудольных, например, подофилла.

Взаимоотношения между полистелией, сифоностелией и эвстелией, по-видимому, более сложные. Так, у некоторых папоротников, в том числе у ужовниковых, первоначально закладываются отдельные прокамбиальные тяжи, которые затем соединяются, образуя эктофлойную сифоностелу. Переход от эвстелы к сифоностеле демонстрирует корневище осмунды королевской, у этого папоротника флоэма коллатеральных пучков соединена в трубку, а примыкающие к ней участки ксилемы расположены отдельными тяжами. Аналогичным образом можно представить возможность образования из полистелии соленостелии.

В то же время не исключена возможность происхождения эвстелы из эктофлойной сифоностелы вследствие ее расчленения сердцевинными лучами; подобный путь демонстрирует сигиллярия из отдела плауновидных, существовавшая одновременно с лепидодендроном. В типичной сифоностеле сердцевинных лучей нет.

Исследования развития проводящей системы стебля хвощей, проведенные О. Н. Чистяковой (1955), выявили три пути образования артростелы как модификации эвстелы:

— из единственного тяжа прокамбия, закладывающегося под конусом нарастания, постепенно приобретающего лопастные очертания, как в актиностеле, а затем расщепляющегося на отдельные тяжи, дифференцирующиеся в коллатеральные пучки (хвощ камышовый);
— из прокамбия, закладывающегося в виде трубки, как в эктофлойной сифоностеле, также расщепляющегося на отдельные тяжи (хвощ зимующий);
— из прокамбия, закладывающегося отдельными тяжами, как в типичной эвстеле (хвощи болотный, лесной, луговой).

Разработку стелярной теории на современном этапе нельзя считать законченной. Единого мнения об эволюционных преобразованиях стелярной организации высших растений нет из-за разной интерпретации данных,

имеющихся в распоряжении исследователей. Вопросы происхождения и взаимоотношений между существующими типами стел требуют скрупулезного изучения палеоботанического материала, исследования развития стелярных структур в онтогенезе растений и сравнительного изучения проводящей системы у представителей родственных групп высших растений.

Глава 8

Анатомия многолетних ветвей и стволов древесных растений

1. Особенности вторичного утолщения стеблей палеозойских и современных древесных растений

Разнообразие стел связано с особенностями заложения, развития и топографии первичных проводящих тканей. Однако у некоторых растений, имеющих разные типы стел, в них со временем происходят изменения, обусловленные деятельностью латеральной васкулярной меристемы — камбия, образующего вторичные проводящие ткани — ксилему (древесину) и флоэму (луб). Процесс, приводящий к увеличению объема этих тканей, называют вторичным утолщением.

Вторичное утолщение было уже у некоторых палеозойских растений, например, у лепидодендронов — представителей отдела плауновидных, имевших эктофлойную сифоностелу с экзархной ксилемой (рис. 94). Высота лепидодендронов нередко достигала 30–40 м, а диаметр ствола в его основании — 1 м.

Из хвощевидных вторичным утолщением, происходившем в артростеле, обладали каламиты высотой 8–10 м при диаметре стволов около 0,5 м, и более мелкие клинолисты с тонкими (0,1–0,5 см) актиностеличными стеблями.

Лепидодендроны, сигиллярии, каламиты, достигшие расцвета в каменноугольном периоде, называют *«коровыми»* деревьями, так как утолщение их стволов было следствием не столько деятельности камбия, сколько результатом работы пробкового камбия — феллогена. Радиальный прирост вторичной древесины у этих растений обычно не превышал 10–12 см. Эта ткань участвовала только в проведении воды, а опорную роль выполняла толстая кора, наружная часть которой была представлена склерифицирующейся со временем перидермой, ограничивающей возможности дальнейшего развития проводящих тканей (рис. 94). По-видимому, это и явилось одной из причин вымирания перечисленных растений при изменении климатических условий, связанных с уменьшением влажности в конце карбона — начале перми. Стволы древовидных плауновидных и хвощевидных образовали при фоссилизации (окаменении) залежи каменного угля. В мезозое

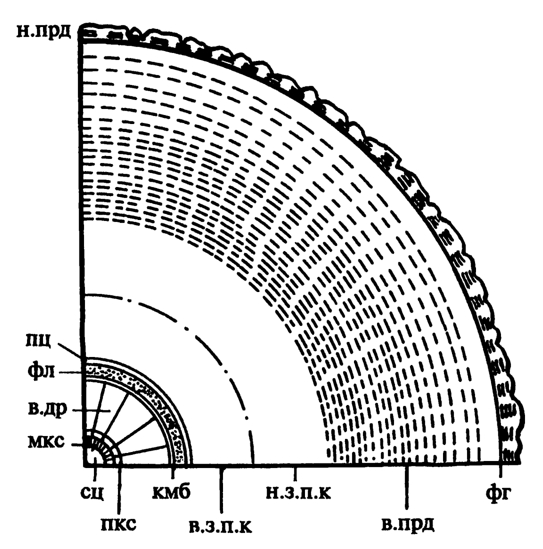


Рис. 94. Схема строения ствола лепидодендрона (*Lepidodendron vasculare*).
Обозначения: в.др — вторичная древесина, в.з.п.к — внутренняя зона первичной коры, в.прд — внутренняя перидерма, кмб — камбий, мкс — метаксилема, н.з.п.к — наружная зона первичной коры, н.прд — наружная перидерма, пкс — протоксилема, пц — перицикл, сц — сердцевина, фг — феллоген, фл — флоэма

папоротниковидные сменили эвстеличные семенные растения с принципиально иной конструкцией осевых органов, главная особенность которых состояла в совмещении вторичной древесиной функций проведения воды и механической. Утрата корой опорной роли повлекла за собой значительное ослабление деятельности феллогена, коррелировавшее с активизацией работы камбия, которая у некоторых древесных растений продолжается десятки и сотни лет. У обладающих вторичным утолщением травянистых покрытосеменных растений с отмирающими на неблагоприятное время года побегами камбий функционирует один вегетационный период.

Древесные растения — основной компонент лесных биоценозов, занимающих около 30 % суши. Значение древесных насаждений, как естественных, так и искусственных, состоит не только в их огромной биологической продуктивности, определяемой количеством органических веществ, накапливаемых во всех органах растений, но и в выполнении следующих важных функций: регуляции содержания атмосферной влаги, выделении кислорода при фотосинтезе и, следовательно, — обеспечение существования всех живых существ. Недаром леса называют «легкими планеты». Древесные растения представляют собой важнейшее сырье для разных отраслей промышленности, многие из них издавна введены в культуру как декоративные, плодовые растения, а также как источники ценных лекарственных веществ,

натурального каучука, гуттаперчи и других продуктов. Не случайно поэтому анатомии древесных растений уделяют большое внимание не только в ботанике, но и в лесоведении, лесной генетике и селекции, интродукции, древесиноведении.

2. Общие закономерности строения однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов хвойных и лиственных древесных растений

Однолетние стебли хвойных имеют лопастные очертания поперечных сечений (рис. 95 А). Лопасти, называемые *листовыми подушками*, представляют собой сросшиеся со стеблем основания листьев. Под эпидермой находится *гиподерма*, обычно состоящая из толстостенных одревесневших клеток. Глубже расположена рыхлая хлорофиллоносная паренхима листовых подушек, постепенно переходящая в паренхиму первичной коры стебля, в которой, как и в листовых подушках, могут быть смоляные ходы.

Анатомически однолетние стебли лиственных древесных растений сходны со стеблями травянистых двудольных, но некоторыми признаками отличаются от стеблей хвойных. Стебли лиственных пород в середине междоузлий в очертании округлые (рис. 95 Б), листовые подушки могут быть лишь в узлах. Расположенная непосредственно под эпидермой первичная кора состоит из колленхимы и паренхимы. Крахмалоносное влагалище, представляющее собой самый внутренний слой первичной коры, у древесных растений четко не выражено. Иногда наружная часть стелы имеет несколько слоев паренхимных клеток, составляющих перицикл, но у большинства древесных растений его нет.

Проводящая система *непучкового* (сплошного) *строения*. Тонкостенные клетки первичной флоэмы рано отмирают и деформируются, но у большинства лиственных деревьев и некоторых хвойных, например, у араукарии, в состав первичной флоэмы входят расположенные группами протофлоэмные волокна с толстыми одревесневающими оболочками. С внутренней стороны к ним примыкают вторичные проводящие ткани. Вторичные луб и древесина, разделенные камбиальной зоной, пересечены в радиальных направлениях узкими или довольно широкими полосками клеток, также вытянутых радиально. Это *лубо-древесинные лучи*. Наибольшую протяженность имеют первичные лучи, возникающие еще в период дифференциации первичных проводящих тканей и соединяющие сердцевину с первичной корой. Более короткие лучи, погруженные во вторичные луб и древесину и не доходящие до сердцевины и первичной коры, называют вторичными. Лубо-древесинные лучи осуществляют физиологическую связь не только между обеими проводящими тканями, но и между разными слоями каждой из них.

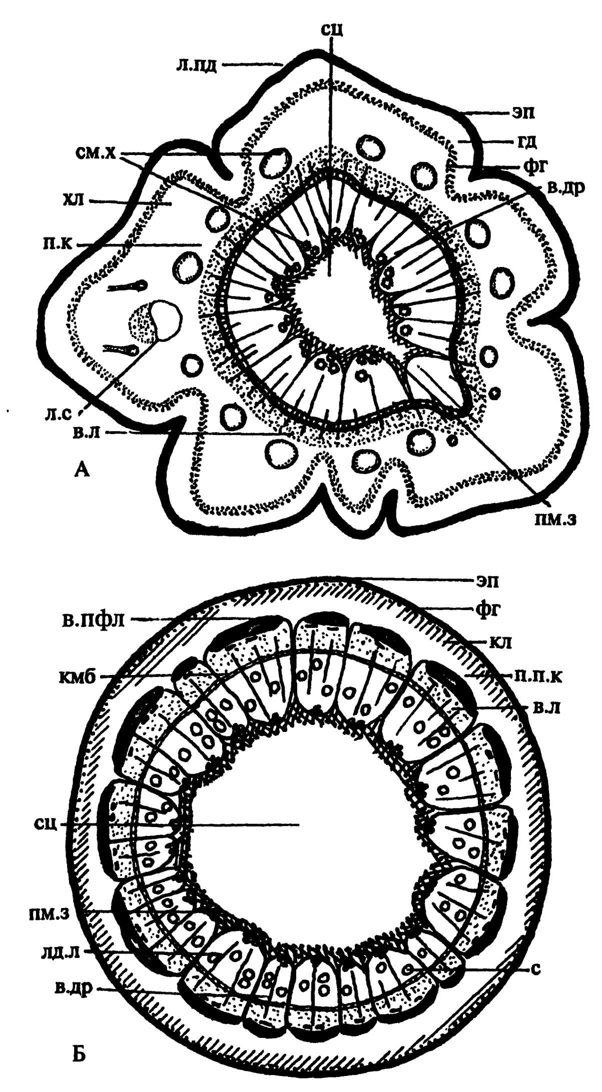


Рис. 95. Схемы строения однолетних стеблей хвойного (А — сосна) и лиственного (Б) деревьев.

Обозначения: в.др — вторичная древесина, в.л — вторичный луб, в.пфл — волокна протофлоэмы, гд — гиподерма, кл — колленхима, кмб — камбий, лд.л — лубо-древесинный луч, л.пд — листовая подушка, л.с — листовой след, п.к — первичная кора, пм.з — перимедуллярная зона сердцевины, п.п.к — паренхима первичной коры, с — сосуд, см.х — смоляные ходы, сц — сердцевина, фг — феллоген, хл — хлоренхима

Первичная древесина, составляющая самую внутреннюю часть древесинного цилиндра, имеет очень небольшой объем.

Сердцевина, состоящая из паренхимных клеток, разделена на две зоны: наружную, называемую перимедуллярной (от греч. peri — возле и лат. medulla — сердцевина), и внутреннюю. Относительно мелкие и толстостенные клетки перимедуллярной зоны принимают активное участие в депонировании запасного крахмала и его сезонных преобразованиях.

В однолетних стеблях древесных растений, произрастающих в умеренной климатической зоне земного шара, уже в середине июня в Северном полушарии или в середине декабря — в Южном — закладывается феллоген, а под некоторыми устьицами развиваются *чечевички*. Чаще всего феллоген закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое клеток, реже — глубоко в первичной коре или даже в лубе. У сосны он обычно закладывается под гиподермой (рис. 95 А), у лиственницы и ели — под листовыми подушками. Раннее заложение феллогена, когда побеги еще активно растут в длину, объясняется необходимостью защиты внутренних тканей стебля от излишнего испарения и перегрева. Эту функцию выполняет образуемая феллогеном пробка (феллема), которая к концу вегетационного периода покрывает весь стебель. Вместо зеленого он становится темно-бурым, на его поверхности хорошо заметны чечевички. Наряду с пробкой феллоген производит и немного феллодермы. У некоторых субтропических растений, имеющих эпидерму, состоящую из очень толстостенных клеток, покрытых мощной кутикулой, перидерма (комплекс пробки, феллогена и феллодермы) образуется не в первый год жизни стебля, а позднее. Совсем не развивается перидерма у омелы, паразитирующей на деревьях.

Незадолго до окончания вегетационного периода на побеге формируются почки возобновления, деятельность камбия прекращается, он переходит в состояние покоя. После опадения листьев пазушные почки оказываются над листовыми рубцами, на поверхности которых можно видеть остатки проводящих пучков листовых следов (рис. 65). В таком безлистном состоянии, со стеблями, покрытыми пробкой, защищающей внутренние ткани от действия низких температур, побеги растений зимуют.

Следующей весной из почек развиваются новые побеги, а в прошлогодних активизируется камбий, образующий новые элементы вторичных древесины и луба. Так продолжается из года в год.

Пробуждение камбия стимулируют гормоны — *ауксины*, — поступающие в него из апексов распускающихся почек. Начавшись под почками, деятельность камбия распространяется в нисходящем направлении (базипетально), и примерно через месяц он возобновляет работу в основании стебля.

Увеличение объема проводящих тканей как следствие ежегодной деятельности камбия, приводит к изменению первоначальной структуры стебля (рис. 96).

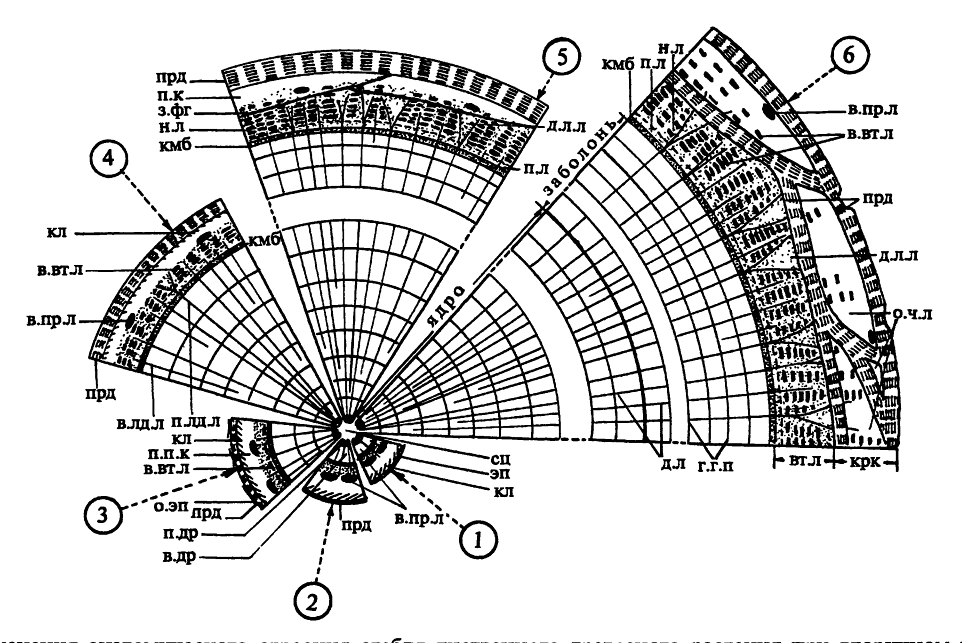


Рис. 96. Изменения анатомического строения стебля лиственного древесного растения при вторичном утолщении: 1–2 — однолетний стебель в начале и конце вегетационного периода; 3–4 — многолетние ветви; 5 — заложение феллогенов внутренних перидерм в многолетних ветвях и стволах; 6 — схема строения старого ствола.

Обозначения: в.вт.л — волокна вторичного луба, в.др — вторичная древесина, в.лд.л — вторичный лубо-древесинный луч, в.пр.л — волокна первичного луба, вт.л — вторичный луб, г.г.п — границы годовых приростов древесины, д.л– древесинная часть луча, д.л.л — дилатирующий лубяной луч, з.фг — заложившийся феллоген будущей внутренней перидермы, кл — колленхима, кмб — камбий, крк — корка, н.л — непроводящий луб, о.ч.л — отмирающие части луба, о.эп — остатки эпидермы, п.др — первичная древесина, п.к — первичная кора, п.л — проводящий луб, п.лд.л — первичный лубо-древесинный луч, п.п.к — паренхима первичной коры, прд — перидерма, сц — сердцевина, эп — эпидерма

Снаружи от древесины, образованной в первый год жизни побега, располагаются приросты этой ткани всех последующих лет. Их называют *годовыми приростами*, или *годовыми кольцами*. Самая внутренняя часть годового прироста содержит большое число водопроводящих элементов, а в наружной части каждого кольца наибольший объем (и соответственно наибольшую площадь на поперечном срезе) занимают толстостенные элементы, играющие механическую роль. В связи с этим в годовом приросте различают *раннюю*, или *весеннюю*, древесину и расположенную снаружи от нее *позднюю*, или *летнюю*. Переход от ранней древесины к поздней в пределах годового прироста может быть постепенным или довольно резким. Различие в характере строения поздней древесины одного прироста и ранней древесины последующего обусловливает наличие между приростами различимых невооруженным глазом границ. Это позволяет определять возраст любого участка ствола или ветви. Однако не всегда число приростов древесины соответствует возрасту органа. Иногда в течение вегетационного периода образуется не одно, а два кольца древесины, называемых в этом случае *ложными*. Причинами их образования могут быть временное прекращение деятельности камбия при сильных весенних заморозках, убивающих молодую листву, а также при уничтожении листьев гусеницами или другими вредителями. После развития новых побегов из спящих почек камбий восстанавливает свою деятельность. Ложные кольца древесины чаще всего образуются не в стволе, а в ветвях. Как правило, они не имеют четко выраженных границ, нередко они формируются не по всей окружности древесинного цилиндра.

Наряду с удвоением колец древесины иногда происходит и их выпадение. Чаще всего это бывает у угнетенных растений в естественных насаждениях, а также при ослаблении питания растений в результате сильной обрезки или истощения почвы.

У растений тропиков, где нет больших сезонных колебаний климатических условий, границы между годовыми приростами обычно не выражены.

Часть стебля, расположенную снаружи от камбия, называют *корой*. Анатомически это сложный комплекс тканей разного происхождения. В сравнительно молодых стволах и ветвях кора состоит из наружной перидермы, первичной коры и луба, преимущественно вторичного (рис. 96, 3, 4). В отличие от вторичной древесины во вторичном лубе трудно, а у некоторых древесных пород практически невозможно определить границы между годовыми приростами.

Входящие в состав луба ситовидные элементы обычно функционируют один вегетационный период, затем они отмирают и деформируются. Поэтому в многолетних осевых органах функцию проведения продуктов ассимиляции выполняет только самая внутренняя зона вторичного луба, образовавшаяся в течение текущего года. Ее называют *проводящей*. Снаружи от нее находятся прошлогодние, а дальше — еще более старые приросты луба, в совокупности

составляющие *непроводящую зону*. Она участвует в запасании веществ, их выделении, у многих растений выполняет также механическую функцию. В связи с этим непроводящая зона имеет неоднородное строение. Особенно важное значение имеют содержащиеся в ней живые паренхимные клетки.

Утолщение ствола или ветви вызывает необходимость разрастания коры в тангентальном направлении. Этот процесс называют *дилатацией*. В молодых ветвях дилатация может осуществляться путем растяжения паренхимных клеток в тангентальном (то есть параллельном поверхности) направлении. В более старых, а следовательно — более толстых ветвях и стволах, разрастание коры происходит не только путем растяжения, но, главным образом, вследствие деления живых паренхимных клеток, входящих в состав первичной коры и луба. В лубе это могут быть клетки, располагающиеся продольными тяжами (тяжевая паренхима) и клетки лучей. В первом случае дилатацию называют *диффузной*, во втором — *лучевой*. При лучевой дилатации лучи сильно расширяются в наружной части и на поперечных срезах приобретают очертания треугольников с вершинами, обращенными к камбиальной зоне (рис. 96, 5, 6). У некоторых пород, например, у ясеня, клена, лучевая и диффузная дилатация происходят одновременно. В результате этого процесса в периферической части коры образуется мощная паренхимная зона, которая служит не только резервуаром запасных веществ, но и участвует в заложении феллогена и формировании внутренних перидерм. Так как входящие в их состав клетки пробки непроницаемы ни для жидких, ни для газообразных веществ, то расположенные снаружи от них клетки первичной коры и вторичного луба отмирают. Отмершие участки коры вместе с разделяющими их перидермами составляют *корку*, или *ритидом* (рис. 96, 6). Заложение внутренних феллогенов происходит неоднократно, и на стволах и многолетних ветвях накапливается корка, достигающая нередко большой толщины.

Если на поперечных срезах корки перидермы расположены отдельными кольцами, ее называют *кольцевой*. Если перидермы расположены короткими, соединяющимися между собой, обычно вогнутыми внутрь ствола дугами, корку называют *чешуйчатой* (рис. 96, 6). Корка предохраняет живые ткани дерева от солнечных ожогов; обладая малой теплопроводностью, она защищает ткани от действия низких температур, препятствует механическим повреждениям и повышает устойчивость дерева против проникновения в него вредителей. Опадением наружных слоев корки достигается удаление из растения отходов метаболизма.

Таким образом, кора старых стволов и скелетных ветвей древесных растений состоит из корки и вторичного луба. Однако у некоторых деревьев, например, у пихты, березы, корка развивается в основании только очень старых стволов, а сильно разрастающаяся вследствие дилатации первичная кора сохраняется десятки лет. Стволы и ветви этих деревьев имеют лишь наружную перидерму. Корки нет и у земляничного дерева и эвкалиптов,

хотя на их ветвях и стволах ежегодно закладывается феллоген и развивается перидерма. Ткани, расположенные снаружи от нее, опадают. Ветви и стволы этих деревьев имеют гладкую поверхность.

Значительные возрастные изменения затрагивают не только кору, но и древесину. Наружную, более молодую часть древесины, осуществляющую проведение воды, называют *заболонной древесиной*, или просто *заболонью*, а внутреннюю, более старую часть — *ядровой древесиной*, или *ядром* (рис. 96, 6). Между ядром и заболонью у некоторых деревьев находится *спелая древесина*, отличающаяся от заболони меньшим содержанием воды. По особенностям строения древесины древесные растения составляют три группы:

— ядроспелодревесные, имеющие ядро, спелую древесину и заболонь (бересклет, вяз, крушина);
— ядровые, с хорошо развитыми ядром и заболонью (сосна, дуб, яблоня);
— спелодревесные, у которых есть только заболонь и спелая древесина (ель, пихта, бук).

Ядровая древесина темнее заболонной. Вследствие пигментации оболочек составляющих ее клеток она может приобретать разную окраску: желтую у бересклета, барбариса, красную — у кипариса, красновато-коричневую — у сосны, темно-коричневую — у тисса, вишни, черную — у эбенового дерева, пурпуровую — у цезальпинии.

Ядровая древесина не проводит воду, так как полости ее проводящих элементов закупориваются разными веществами: у хвойных они заполняются *живицей* (раствором смол в эфирных маслах), у лиственных пород — минеральными или органическими веществами, в том числе — фенольными соединениями. У некоторых лиственных деревьев в полости проводящих элементов через поры врастают расположенные рядом с ними клетки древесинной паренхимы, образуя пузыревидные *тиллы*. Особенно активно этот процесс происходит у белой акации.

В ядровой древесине оболочки клеток более толстые и более сильно одревесневающие, чем в заболонной. С этим связаны ее высокие физико-механические свойства. У некоторых пород ядровая древесина образуется очень рано. Так, у сумаха дубильного она появляется уже на 2–3-й год жизни ветки, у белой акации — на 5–6-й, у дуба — на 9–10-й годы. Мощность ядровой древесины представляет собой видовой признак, но она зависит и от внешних условий, в том числе — от свойств почвы и от возраста дерева. У относительно молодых, быстро растущих деревьев ядровой древесины мало, у более старых экземпляров, а также у медленно растущих деревьев ее значительно больше.

Таким образом, на спилах крупных стволов и ветвей древесных растений можно различить 5 анатомо-топографических зон: *корку*, *жизнедеятельный луб*, *камбий*, *древесину* и *сердцевину*.

3. Камбий

Камбий появляется в эвстелических стеблях голосеменных и двудольных покрытосеменных растений еще в период дифференциации первичных проводящих тканей. Его клетки вычленяются из клеток прокамбия, находящихся во внутренней части прокамбиального тяжа. Делясь тангентально, то есть параллельно поверхности органа, клетки прокамбия, имеющие многоугольные очертания поперечных сечений, образуют клетки камбия, расположенные сначала неровным слоем. Когда его клетки становятся таблитчатыми в верхней проекции, слой выравнивается. Этот слой клеток, возникший непосредственно из клеток прокамбия, называют ***инициальным слоем камбия***. Клетки последнего, делясь тангентально (периклинально), отчленяют наружу и внутрь такие же прозенхимные клетки, располагающиеся на поперечных срезах радиальными рядами. Самые молодые производные инициального слоя, примыкающие к нему с двух сторон и сохраняющие способность к тангентальным делениям, называют ***материнскими клетками флоэмы*** (луба) и ***материнскими клетками ксилемы*** (древесины). Инициальный слой камбия вместе с материнскими клетками будущих вторичных проводящих тканей составляет ***камбиальную зону*** (рис. 97).



Рис. 97. Расположение клеток камбиальной зоны и их производных

Клетки, образованные материнскими клетками луба и древесины, постепенно разрастаются в радиальном направлении и затем дифференцируются в элементы вторичной древесины и вторичного луба. Так как клетки инициального слоя камбия отчленяют материнских клеток древесины больше, чем материнских клеток луба, и они делятся чаще, то и древесины в многолетних органах всегда бывает больше, чем луба.

У древесных растений инициальный слой камбиальной зоны состоит из двух типов клеток: длинных, прозенхимных, называемых *веретеновидными инициалями*, и коротких, изодиаметрических, расположенных на продольных срезах в один или несколько слоев разной толщины. Эти клетки называют *лучевыми инициалями*. Комплексы лучевых инициалей на продольных тангентальных срезах, сделанных в плоскости, параллельной поверхности ствола или ветви, имеют разные очертания (рис. 98). Вследствие синхронных делений всех клеток каждого комплекса внутрь и наружу от инициального слоя образуются клетки, наращивающие лубяную или древесинную части лубо-древесинных лучей. Поэтому протяженность лучей в радиальном направлении с возрастом стебля увеличивается.

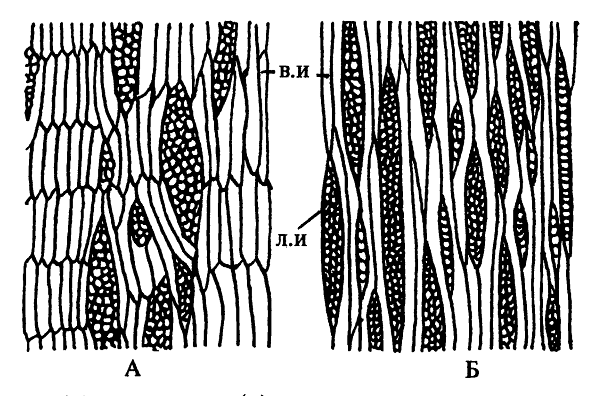


Рис. 98. Ярусный (А) и неярусный (Б) камбии на тангентальном срезе: А — белая акация; Б — груша.
Обозначения: в.и — веретеновидные инициали, л.и — лучевые инициали

Веретеновидные клетки камбия у разных древесных пород имеют разную длину. У хвойных она варьирует от 2 до 5 мм, хотя у секвойи иногда встречаются клетки длиной до 9 мм. У лиственных древесных пород длина веретеновидных клеток колеблется от 0,1 до 4,5 мм. По сравнению с длиной ширина клеток очень мала, размеры их поперечника не превышают обычно 20–30 мкм, а поперечники лучевых инициалей обычно еще меньше.

По мере утолщения ствола длина окружности камбиальной зоны увеличивается не только путем растяжения клеток в тангентальном направлении,

но и вследствие их делений. Так, у веймутовой сосны за 60 лет число веретеновидных инициалей возрастает в 30, а лучевых инициалей — более, чем в 100 раз.

Очень длинные веретеновидные клетки делятся перегородками, расположенными косо к продольной оси. Такое деление называют *ложно-поперечным* (рис. 99 А). В результате его возникают две клетки, расположенные одна под другой, при этом длина каждой из них немного больше половины длины исходной клетки. Образовавшиеся клетки затем удлиняются путем интрузивного роста, внедряясь между соседними клетками. Так как интенсивность и продолжительность роста каждой из этих клеток разные, обычно одна из них по размерам превышает другую, поэтому их концы находятся на разных уровнях. Такой камбий называют *неярусным*. Он характерен для голосеменных и некоторых покрытосеменных растений, например, для яблони, груши (рис. 98 Б).

Установлено, что в процессе эволюции веретеновидные клетки камбия укорачивались, а вместе с этим изменялись и углы наклонов перегородок при их делениях (рис. 99 Б). В коротких инициалях они ориентированы радиально, таким образом, деление становится строго *антиклинальным* и приводит к образованию двух равных по размерам клеток, расположенных одна рядом

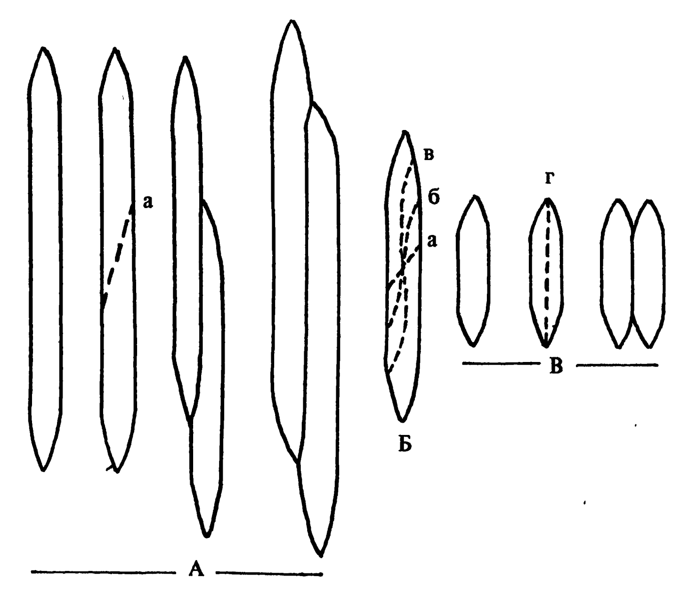


Рис. 99. Ложно-поперечные (а, б, в) и радиальное (г) деления веретеновидных клеток камбия: А — образование неярусного камбия; Б — изменение угла наклона перегородок при ложно-поперечном делении, связанном с эволюционным укорочением веретеновидных клеток; В — образование ярусного камбия

с другой (рис. 99 В). Концы клеток в этом случае находятся почти на одном уровне. Такой камбий называют *ярусным* (рис. 98 А). Он характерен для ясеня, белой акации и других лиственных пород.

Деления, приводящие к образованию новых веретеновидных инициалей, происходят довольно часто. Наблюдения показали, что у хвойных, например, у представителей семейства кипарисовых, каждая веретеновидная клетка в течение вегетационного периода делится ложно-поперечно 3–4 раза, но, как правило, сохраняют жизнеспособность 30–40 % вновь образовавшихся клеток.

Появление новых инициалей в камбиальном слое приводит к формированию новых радиальных рядов клеток вторичных древесины и луба.

Увеличение с возрастом числа лучевых инициалей тоже связано с делением веретеновидных клеток. Если при ложно-поперечном делении перегородка смещена к одному из концов клетки, то меньшая из образовавшихся клеток становится лучевой инициалью (рис. 100 А). В дальнейшем она может делиться поперечно, образуя многослойный луч, а также продольно, при этом луч становится многорядным.

Новые лучевые инициали могут отчленяться от веретеновидной клетки сбоку (рис. 100 Б), у некоторых растений они возникают вследствие сегментации, то есть многократных поперечных делений веретеновидной клетки (рис. 100 В). При этом нередко возникают сразу несколько ком-

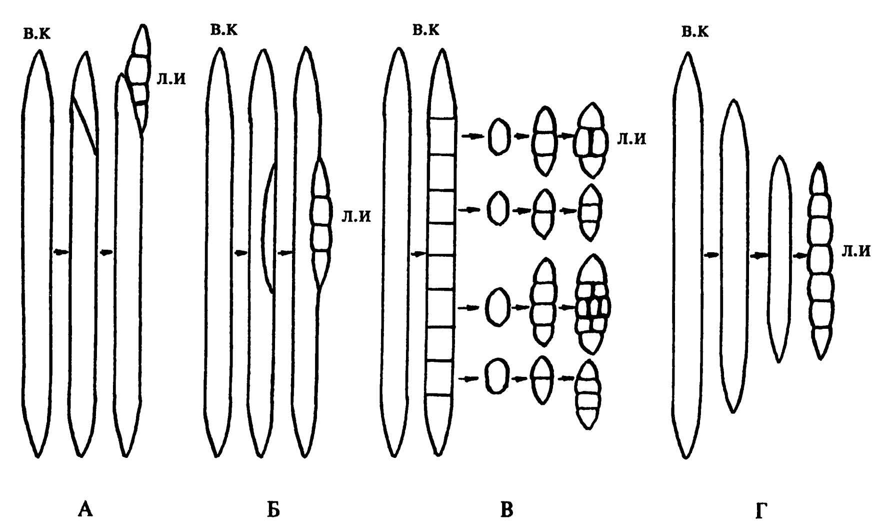


Рис. 100. Образование лучевых инициалей из веретеновидных клеток: А — отделение от конца веретеновидной клетки; Б — отделение сбоку от веретеновидной клетки; В — сегментация веретеновидной клетки; Г — элиминация веретеновидной клетки. *Обозначения*: в.к — веретеновидные клетки, л.и — лучевые инициали

плексов лучевых инициалей, начало каждому из которых может дать любая из образовавшихся путем сегментации клеток. Наконец, появление новых лучевых инициалей иногда оказывается следствием элиминации веретеновидных клеток, то есть значительного уменьшения их длины из-за отмирания концевых участков, обусловленного сдавливанием их соседними клетками или какими-либо другими причинами (рис. 100 Г). При этом оставшаяся часть веретеновидной клетки превращается в лучевую инициаль, претерпевающую в дальнейшем, как и во всех отмеченных выше случаях, поперечные и продольные деления. Как правило, из вновь возникших лучевых инициалей сначала формируются однослойные однорядные лучи, затем они становятся многослойными, а у некоторых растений, например, у дуба, бука, черемухи, и широкими, многорядными. Некоторые из образовавшихся лучевых инициалей отмирают.

Все сказанное позволяет рассматривать камбий как структурно сложную меристему. Ее основное отличие от другой васкулярной меристемы — прокамбия — состоит в том, что элементы вторичных проводящих тканей образуются не из клеток инициального слоя, то есть собственно клеток камбия, а из их производных; элементы же первичных проводящих тканей дифференцируются непосредственно из клеток прокамбия. Преобладание в камбии делений, происходящих в тангентальных плоскостях, обусловливает расположение на поперечных срезах всех клеток камбиальной зоны и клеток, приступивших к дифференциации, правильными радиальными рядами.

4. Вторичные проводящие ткани древесных растений

4.1. Общие принципы строения проводящих тканей

Неоднородность камбия, состоящего из двух типов клеток — длинных, веретеновидных и коротких (лучевых инициалей) — определяет наличие в образуемых им проводящих тканях элементов, различающихся строением и ориентацией к продольной оси органа. Клетки, дифференцирующиеся из прозенхимных производных веретеновидных клеток камбия, в совокупности слагают *продольную систему древесины и луба*. К продольной системе древесины принадлежат водопроводящие элементы — трахеиды и трахеи (сосуды), состоящие из вытянутых в длину клеток-члеников, древесинные волокна, или волокна либриформа, придающие древесине прочность, и тяжевая паренхима, возникающая вследствие ряда поперечных делений образованных камбием прозенхимных клеток. Продольная система луба представлена ситовидными клетками или ситовидными трубками, состоящими из более или менее длинных клеток-члеников, ассоциированных с сопровождающими клетками, волокнами и тяжевой паренхимой, которая, как и древесинная паренхима, участвует в депонировании веществ запаса, а также в отложении продуктов, исключенных из метаболизма.

Производные лучевых инициалей образуют лубо-древесинные лучи — прослойки коротких клеток разной ширины, расположенные между элементами продольной системы перпендикулярно к продольной оси органа. Они составляют *поперечную, или радиальную, систему* проводящих тканей.

Лучи состоят из одного или двух типов клеток. Продолговатые клетки, вытянутые в радиальном направлении, называют *лежачими*, а клетки, длина которых ориентирована параллельно продольной оси органа, — *стоячими*. Расположение стоячих и лежачих клеток неодинаково у разных растений. Лучевые клетки могут различаться не только внешне, но и функционально. В связи с этим лучи, состоящие из одинаковых клеток, называют *гомоцеллюлярными* (от греч. homos — равный, одинаковый и лат. cellula — клетка), или равноклеточными, а состоящие из морфологически или функционально разных клеток — *гетероцеллюлярными* (от греч. heteros — другой, иной), или разноклеточными.

Состав образуемых камбием гистологических элементов древесины и луба у хвойных и лиственных пород показан на рис. 101.

В связи с морфологическим разнообразием элементов и особенностями их топографии в пределах годовых приростов проводящие ткани изучают на срезах, проведенных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: поперечной, то есть перпендикулярной продольной оси органа, и двух продольных — радиальной, ориентированной по радиусу, перпендикулярной к границам годовых приростов древесины, и тангентальной, проходящей перпендикулярно радиальной, по касательной к границам годовых приростов древесины.

Каждый срез дает разную информацию об элементах, слагающих проводящие ткани. Поперечный срез демонстрирует, прежде всего, их расположение в пределах годовых приростов, продольные срезы показывают вид этих элементов в боковых проекциях, расположение и строение пор на боковых стенках, типы перфорационных и ситовидных пластинок и другие признаки. О составе клеток лубо-древесинных лучей судят по продольному радиальному срезу, а высоту (слойность) и ширину (рядность) лучей и их обилие определяют на тангентальном срезе.

Таким образом, детальное изучение проводящих тканей возможно только в результате сравнительного анализа всех трех срезов. Это позволяет выявить диагностические признаки, свойственные каждой древесной породе. Количественные соотношения между элементами, слагающими проводящую систему растений, величина годовых приростов древесины и луба и другие признаки зависят не только от климатических, но и от антропогенных факторов. Поэтому исследование анатомического строения проводящих тканей необходимо для разработки мероприятий, направленных на оптимизацию окружающей среды. Сопоставление анатомии проводящих тканей вымерших растений с таковой ныне живущих растений, дает возможность выяснить

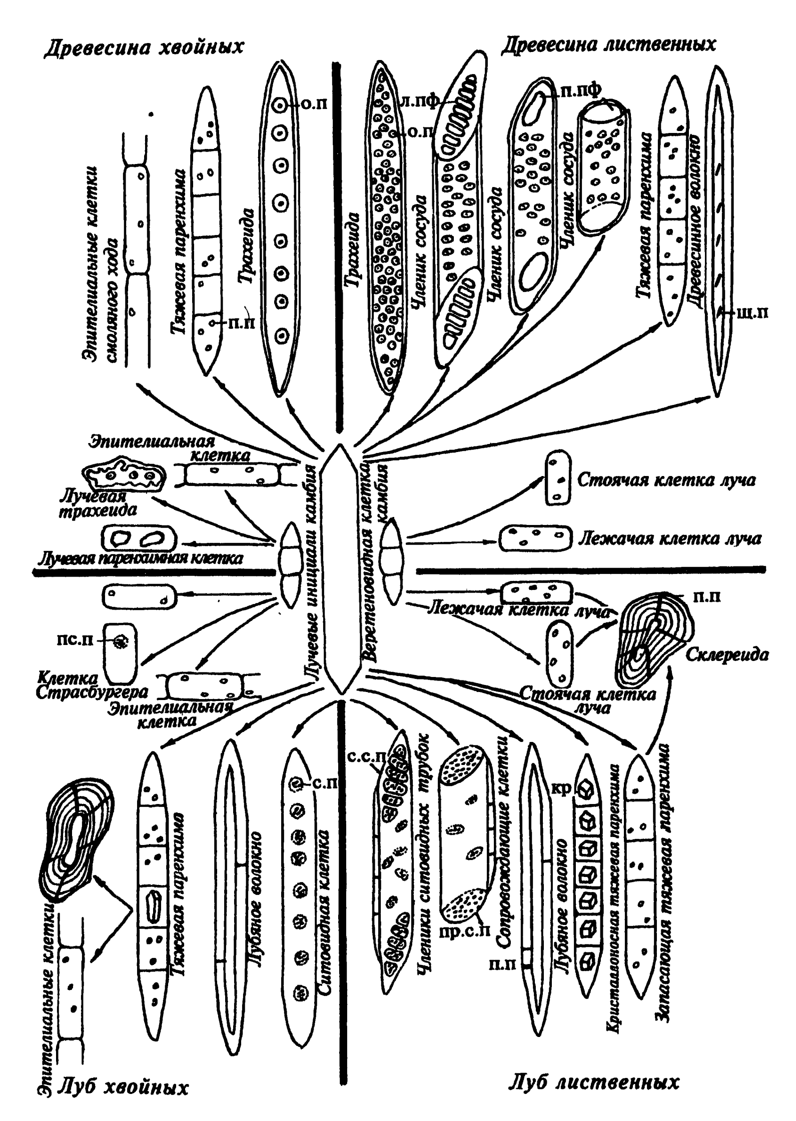


Рис. 101. Гистологические элементы древесины и луба хвойных и лиственных пород деревьев и их происхождение из веретеновидных клеток камбия и лучевых инициалей. *Обозначения*: кр — кристаллы, л.пф — лестничная перфорационная пластинка, о.п — окаймленные поры, п.п — простая пора, п.пф — простая перфорационная пластинка, пр.с.п — простая ситовидная пластинка, с.п — ситовидное поле, с.с.п — сложная ситовидная пластинка, щ.п — щелевидные поры

пути преобразования их строения, происходившего в процессе эволюции. В связи с этим изучение анатомии древесных растений имеет не только практическое, но и несомненное теоретическое значение.

4.2. Древесина хвойных растений

Основные элементы древесины хвойных пород — *трахеиды*, осуществляющие восходящий ток воды, и *паренхимные клетки лучей*. У хвойных встречаются также тяжевая паренхима и *смоляные ходы*, окруженные обкладкой из паренхимных клеток, а в лучах — *лучевые трахеиды*, по которым вода перемещается в радиальных направлениях.

На поперечных срезах трахеиды расположены радиальными рядами (рис. 102 А), представляющими собой продолжение таких же рядов камбиальной зоны. Между рядами трахеид проходят однорядные древесинные лучи. В пределах годового прироста хорошо выражены различия между трахеидами ранней (или весенней) и поздней (или летней) древесины. Ранние трахеиды в очертании многоугольные, они более тонкостенные и широкопросветные, чем поздние; косо-радиальные стенки ранних трахеид имеют *окаймленные поры*. К одному из отверстий окаймленной поры обычно прижат *торус*, предотвращающий попадание воздуха из поврежденной трахеиды в соседнюю трахеиду, заполненную водой. Торус, однако, характерен не для всех хвойных. Трахеиды поздней древесины сплюснуты в радиальном направлении. Поры в их стенках немногочисленные, довольно мелкие, иногда они встречаются на тангентальных стенках. Переход от ранней древесины к поздней у сосны, например, постепенный, у ели и некоторых других хвойных пород — резкий. Различие в строении трахеид поздней древесины предыдущего и ранней древесины последующего годовых приростов определяет наличие между ними визуально четких границ.

Ранние и поздние трахеиды различаются не только структурно, но и функционально. Первые участвуют, главным образом, в проведении воды с растворенными в ней минеральными веществами, вторые — играют опорную роль, так как специальных механических элементов в древесине хвойных нет.

Трахеиды составляют продольную систему древесины, что хорошо видно на радиальном срезе (рис. 102 Б). Они представляют собой клетки длиной от 2 до 5 и более мм со слегка суженными и обычно тупыми окончаниями. На их радиальных стенках находятся окаймленные поры. У араукарии, агатиса, произрастающих в Южном полушарии, поры имеют многоугольные очертания окаймлений, они плотно сомкнуты и расположены в шахматном порядке, составляя 2–3 продольных ряда (рис. 103 А). Такой тип расположения пор называют очередным. У большинства других хвойных очертания окаймлений пор округлые или овальные, поры не столь многочисленны, как

Рис. 102. Строение древесины сосны на поперечном (А), радиальном (Б) и тангентальном (В) срезах.
Обозначения: а — апертура поры, к.т — концы трахеид, ок — окаймление поры, окц — оконцевые поры, о.п — окаймленные поры, п.л — паренхимные клетки лучей, п.о — паренхимная обкладка смоляного канала (с.к), по.п — полуокаймленная пора, см — смола, ст — стенки трахеид, т — торус, т.л — лучевые трехеиды, т.п.д — трахеиды поздней древесины, т.р.д — трахеиды ранней древесины, э.к — эпителиальные клетки

14 Зак. 53

у араукарии или агатиса, расположены они одна под другой, составляя 2, как у болотного кипариса (рис. 103 Б), или, чаще, 1 продольный ряд, как у сосны, пихты, ели и других пород (рис. 103 В). Такое расположение пор называют супротивным.

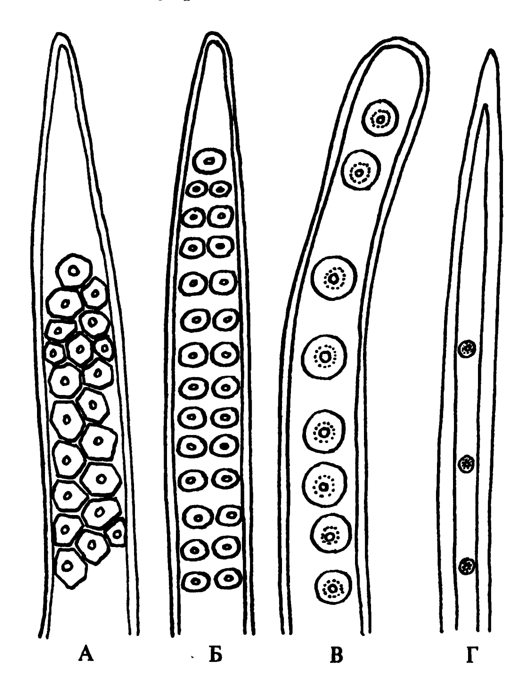


Рис. 103. Типы поровости боковых стенок трахеид хвойных: А — очередная (сомкнутая) поровость трахеид араукарии; Б — супротивная двурядная поровость болотного кипариса; В — супротивная однорядная поровость трахеид сосны; Г — трахеида поздней древесины сосны с редкими мелкими порами

На радиальных срезах поры видны в плане. Наряду с окаймленными порами стенки трахеид некоторых растений, в частности, тисса, имеют спиральные утолщения, способствующие укреплению стенок. Они не гомологичны спиральным утолщениям водопроводящих элементов протоксилемы, так как их образование связано с неравномерным отложением не вторичной, а третичной оболочки.

Древесинную паренхиму, составляющую, наряду с трахеидами, продольную систему, называют *тяжевой*, потому что ее клетки собраны в однорядные тяжи; конечные клетки каждого тяжа на продольных срезах имеют клиновидные очертания. Паренхимные клетки часто заполнены буроватым содержимым, их стенки имеют простые поры. Тяжевая паренхима характерна не для всех хвойных. Ее довольно много у кипариса, можжевельника, у которых она располагается более или менее диффузно по годовому слою. Очень мало ее у лиственницы, практически нет у сосны. Отсутствие или слабое развитие тяжевой паренхимы у этих пород сочетается с наличием у них *схизогенных*

смоляных ходов, вокруг которых имеются обкладки из паренхимных клеток. Смоляные ходы обычно приурочены к поздней древесине годового прироста (рис. 102 А), но встречаются и в ранней. Они представляют собой длинные межклетники, выстланные вытянутыми вдоль эпителиальными клетками, участвующими в образовании смол, растворяющихся в эфирном масле, также синтезируемом этими клетками.

Способность к смолообразованию — очень важная биологическая особенность хвойных. Входящие в состав смолы терпеноидные соединения, сходные по некоторым свойствам с дубильными веществами, усиливают сопротивляемость растений инфекции, повышают их морозоустойчивость. Не случайно поэтому хвойные, произрастающие в северных широтах, накапливают больше смолы, чем растения южных стран. При поранении стволов на их поверхности выступает живица. Застывая на воздухе, она способствует «заживлению» ран. Живица служит сырьем для получения канифоли и скипидара. У пород без специализированных смоловместилищ способностью синтезировать сходные по значению для жизни дерева вещества обладают клетки тяжевой паренхимы.

У хвойных встречаются два типа древесинных лучей: гомоцеллюлярные и гетероцеллюлярные. В гомоцеллюлярных лучах все клетки лежачие, с мелкими окаймленными порами в смежных с продольными трахеидами стенках. Каждая клетка соприкасается с 2–4 трахеидами. В гетероцеллюлярных лучах клетки также лежачие, но разные в функциональном отношении. Внутренние клетки луча запасающие. В их смежных с продольными трахеидами стенках образуются либо несколько мелких окаймленных пор, как у можжевельника, либо по 2–3 крупные поры с плохо заметным окаймлением, как у корейской сосны, либо по одной простой поре, размеры которой чуть меньше ширины радиальной стенки соседней трахеиды. Такие поры, называемые *оконцевыми*, характерны для сосны обыкновенной (рис. 102 Б). Сверху и снизу паренхимные клетки обрамлены *лучевыми трахеидами*, которые могут иметь разные очертания. Внутренняя поверхность их стенок часто неровная из-за наличия зубчатых выростов. Контакты между лучевыми и продольными трахеидами осуществляют мелкие окаймленные поры (рис. 102 Б).

Древесинные лучи хвойных обычно многослойные, но высота их меньше длины продольных трахеид (рис. 102 В). Гомоцеллюлярные лучи всегда узкие, однорядные. Среди гетероцеллюлярных лучей наряду с однорядными могут быть и более высокие многорядные *веретеновидные лучи* со смоляными ходами (рис. 102 В). У пород с лучевыми смоляными ходами всегда имеются и продольные смоляные ходы, как у сосны, ели, лиственницы.

4.3. Луб хвойных растений

Обязательные компоненты луба хвойных — *ситовидные клетки*, осуществляющие транспорт продуктов ассимиляции, а также *клетки тяжевой* и *лучевой паренхимы*. Наряду с ними в лубе могут быть волокна и склереиды с толстыми, одревесневающими оболочками, смоловместилища, масляные и слизевые клетки. Разные сочетания этих элементов создают большое разнообразие типов строения луба.

Как было отмечено ранее, совокупность всех тонкостенных элементов принято называть *мягким лубом*, а совокупность толстостенных одревесневших клеток — *твердым лубом*. Проводящая зона луба у всех древесных пород состоит преимущественно из мягкого луба, в непроводящей может развиваться луб твердый. У сосны и проводящая, и непроводящая зоны сложены только тонкостенными клетками.

Ситовидные клетки составляют большую часть проводящей зоны. На поперечных срезах они более или менее прямоугольные и расположены радиальными рядами, как и клетки камбиальной зоны, находящиеся с внутренней стороны от них (рис. 104 А). Ситовидные клетки внешне похожи на трахеиды, но имеют тонкие целлюлозные оболочки. Ситовидные поля округлых или овальных очертаний располагаются на радиальных стенках клеток в один ряд (рис. 104 Б).

В проводящей зоне встречаются также клетки тяжевой паренхимы, расположенные диффузно между ситовидными клетками или собранные в короткие либо довольно длинные тангентальные тяжи. Паренхимные клетки обычно заполнены бурым содержимым.

В течение вегетационного периода сначала образуются тонкостенные ситовидные клетки, позднее — клетки с более толстыми стенками. На следующий год под давлением нарастающих изнутри новых слоев вторичных проводящих тканей — производных камбия — прошлогодний луб отодвигается к периферии, составляя внутреннюю часть непроводящей зоны; тонкостенные ситовидные клетки деформируются, сдавливаются, их радиальные стенки становятся извилистыми. Более толстостенные ситовидные клетки противостоят сильной деформации, оставаясь широкопросветными. В многолетнем непроводящем лубе слои этих клеток чередуются со слоями узкопросветных деформированных клеток, соответствующих границам годовых приростов луба. В наружной части непроводящей зоны луба они практически неразличимы из-за разрастания (дилатации) лучевой паренхимы, нарушающей первоначальный рисунок этой ткани. У сосны, ели, лиственницы и других хвойных *тяжевая паренхима* луба участвует в отложении запасного крахмала и кристаллов оксалата кальция, кубической, ромбоэдрической или призматической (рис. 104 Б) форм. В отличие от запасающих, кристаллоносные клетки обычно мертвые, узкопросветные, кристаллы погружены в бурый

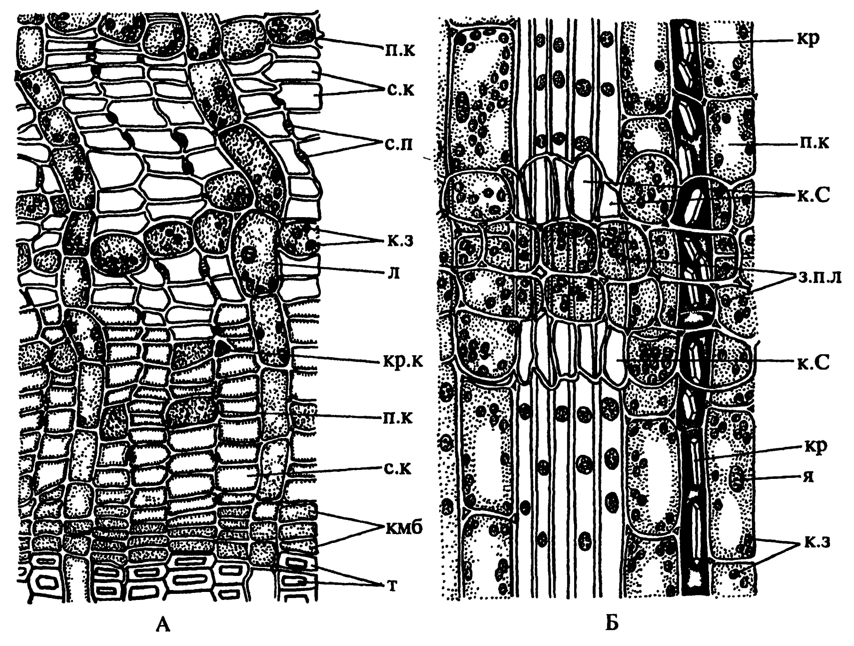


Рис. 104. Строение вторичной флоэмы сосны на поперечном (А) и радиальном (Б) срезах.

Обозначения: з.п.л — запасающая паренхима луча, к.з — крахмальные зерна, кмб — камбий, кр.к — кристаллоносная клетка, кр — кристалл оксалата кальция, к.С — клетки Страсбургера, л — луч, п.к — клетки тяжевой паренхимы, с.к — ситовидные клетки, с.п — ситовидные поля, т — трахеиды, я – ядро

смолистый матрикс. У пихты некоторые клетки тяжевой паренхимы сильно разрастаются, превращаясь в слизевые клетки (рис. 105 А).

У многих хвойных тяжевая паренхима непроводящей зоны луба подвергается *склерификации*, при этом оболочки ее клеток сильно утолщаются, становятся многослойными. В них хорошо выражены поровые канальцы. После одревеснения оболочек и отмирания протопластов клетки превращаются в *склереиды*, выполняющие механическую функцию. Чаще всего возникают каменистые клетки (брахисклереиды), располагающиеся крупными группами (рис. 105 Б). У лиственницы образуются волокнистые склереиды.

В лубе кипариса, можжевельника, туи и других пород хвойных механическую роль играют *волокна*. Они дифференцируются непосредственно из производных веретеновидных клеток камбия. На поперечных срезах ситовидные клетки, волокна и тяжевая паренхима располагаются однорядными тангентальными слоями, чередующимися в определенной последовательности: между двумя слоями волокон находятся три слоя тонкостенных клеток,

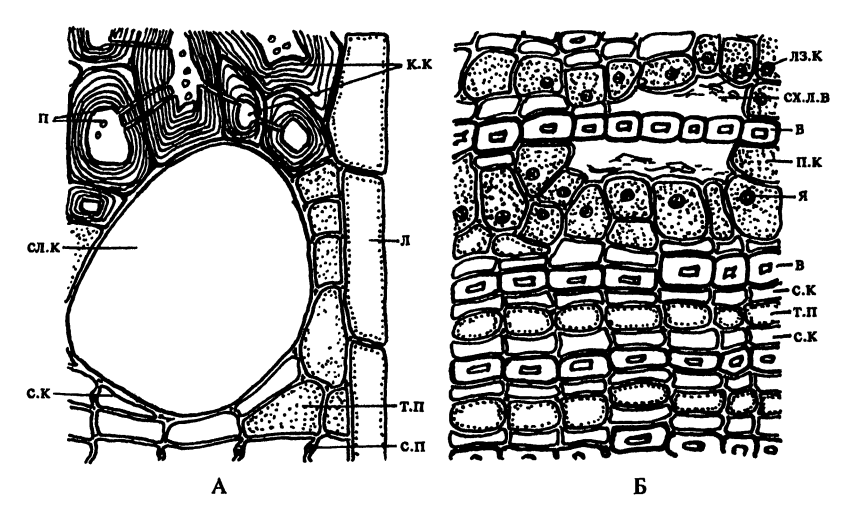


Рис. 105. Анатомические особенности вторичной флоэмы пихты (А) и кипариса (Б). *Обозначения*: в — волокна, к.к — каменистые клетки, лз.к — лизирующие клетки, п — поры в плане и разрезе, п.к — паренхимные клетки, л — луч, с.к — ситовидные клетки, сл.к — слизевая клетка, с.п — ситовидное поле, сх.л.в — схизо–лизигенное вместилище, т.п — тяжевая паренхима, я — ядро

из них наружный и внутренний, примыкающие к волокнам, состоят из ситовидных клеток, их разделяет слой клеток тяжевой паренхимы (рис. 105 Б). У этих растений нет типичной кристаллоносной паренхимы, так как мелкие кристаллики оксалата кальция инкрустируют оболочки всех гистологических элементов луба.

Лубяные лучи состоят из паренхимных клеток. В проводящей зоне луба сосны, ели, лиственницы краевые клетки лучей, соприкасающиеся с ситовидными клетками, дифференцируются в *клетки Страсбургера*, аналогичные сопровождающим клеткам флоэмы покрытосеменных. В стенках этих клеток, смежных со стенками ситовидных клеток, образуются односторонние, или полуситовидные, поля: со стороны ситовидной клетки они ничем не отличаются от обычного ситовидного поля, а со стороны паренхимной клетки луча формируется простая пора. Клетки имеют крупные ядра, богаты цитоплазматическим содержимым, обычно не содержат крахмала. В непроводящей зоне луба они отмирают вместе с ситовидными клетками (рис. 104 Б). Лучи с клетками Страсбургера называют гетероцеллюлярными. У хвойных могут быть и гомоцеллюлярные лучи, состоящие только из запасающих клеток. В этих случаях клетки Страсбургера дифференцируются из клеток тяжевой паренхимы, примыкающих к ситовидным клеткам.

Внешне лубяные лучи похожи на древесинные, обычно они многослойные и однорядные; в веретеновидных гетероцеллюлярных лучах встречаются

смоляные ходы, формирующиеся уже в камбиальной зоне. В непроводящей зоне в лучах могут развиваться отдельные смолоносные полости. У кипариса, можжевельника в образовании мешковидных продолговатых смоловместилищ (рис. 105 Б) участвует тяжевая паренхима.

У хвойных рано формируется корка. Нередко уже на 4–5 году жизни ветки развиваются внутренние перидермы. Пробка, составляющая наружную часть перидермы, у большинства хвойных древесных пород имеет однородное строение, но у сосны, ели, лиственницы в ней можно различить три типа клеток (рис. 106): обычные, со слегка утолщенными стенками, губчатые, с очень тонкими, извилистыми стенками, и толстостенные феллоиды, имеющие одревесневшие стенки. Механически они слабо связаны с тонкостенными клетками, между ними легко возникают трещины, способствующие сбрасыванию корки. У большинства хвойных корка чешуйчатая, у кипариса, некоторых видов можжевельника — кольцевая, у пихты корка не образуется.

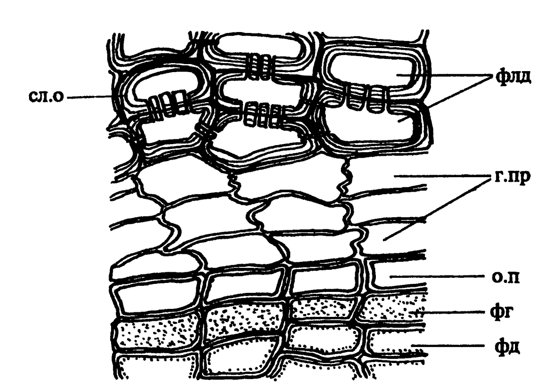


Рис. 106. Перидерма сосны. *Обозначения*: г.пр — губчатая пробка, о.п — обычные клетки пробки, сл.о — слоистая оболочка клетки с поровыми каналами, фг — феллоген, фд — феллодерма, флд — феллоиды

4.4. Древесина лиственных древесных растений

Состав элементов, слагающих древесину лиственных древесных пород, более разнообразен, чем у хвойных. Лишь у немногих из них древесина состоит преимущественно из трахеид, чаще всего с лестничной поровостью боковых стенок (троходендрон, тетрацентрон, дримис) (рис. 37 А). У подавляющего большинства лиственных деревьев трахеиды, хотя и имеются, но основные водопроводящие элементы представлены сосудами (трахеями), а у некоторых пород трахеид вообще нет. Наряду *с трахеями и трахеидами* продольную систему древесины слагают специализированные механические элементы — *древесинные волокна*, называемые также волокнами *либриформа*, и *тяжевая паренхима*, более обильная, чем у хвойных. Древесинные лучи состоят только из паренхимных клеток.

Сосуды — наиболее широкопросветные элементы древесины. Обычно они состоят из удлиненных клеток — члеников, концы которых нередко вытянуты и образуют клювики. Длинные членики имеют, чаще всего, лестничные перфорационные пластинки, как у березы, ольхи, лещины, тюльпанного дерева (рис. 37 Б). Простые перфорационные пластинки характерны для более коротких члеников, как у дуба, ясеня, белой акации (рис. 37 В). Окаймленные поры на боковых стенках члеников сосудов обильные. По расположению они могут быть лестничными, супротивными, очередными и беспорядочными. Последние два типа поровости боковых стенок члеников сосудов встречаются наиболее часто. У липы (рис. 107 Б), лещины, бересклета и других пород стенки сосудов, наряду с порами, имеют спиральные утолщения, образованные третичными оболочками. Торуса в окаймленных порах лиственных древесных растений нет. На поперечных срезах годовых приростов древесины сосуды расположены поодиночке или собраны в группы разных размеров и очертаний. В поперечном сечении они округлые, овальные или угловатые. По особенностям распределения сосудов в годовом приросте различают два типа строения древесины: *рассеянососудистый*

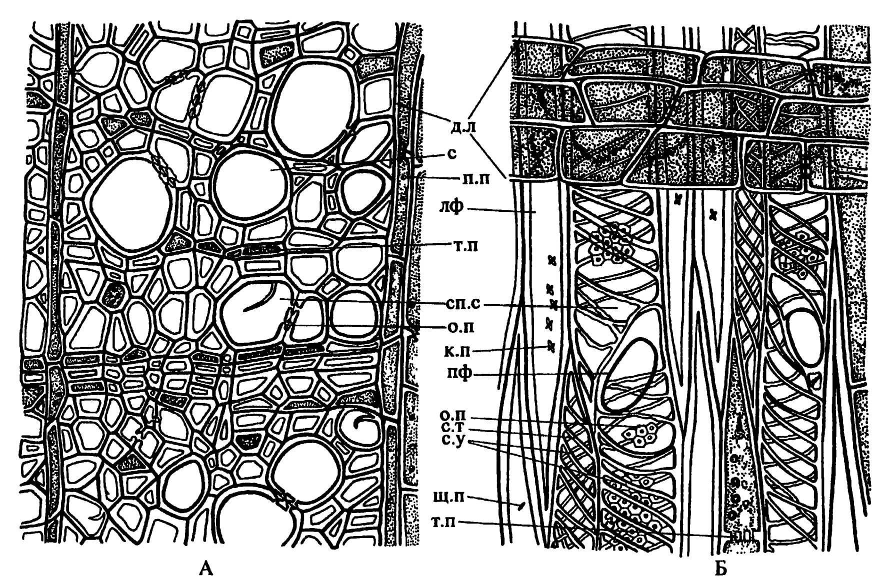


Рис. 107. Строение древесины липы на поперечном (А) и радиальном (Б) срезах. *Обозначения*: д.л — древесинный луч, к.п — крестовидная пора, лф — либриформ, о.п — окаймленная пора, п.п — простая пора в клетке луча, пф — простая перфорация, с — сосуд, сп.с — спирально-пористый сосуд, с.т — спиральная трахеида, с.у — спиральные утолщения, т.п — тяжевая древесинная паренхима, щ.п — щелевидная пора

(рис. 108 А–В) и *кольцесосудистый* (рис. 108 Г–Е). В первом случае сосуды распределены по годовому приросту более или менее диффузно, хотя в ранней древесине они более обильные и широкопросветные, чем в поздней. Такая древесина характерна для липы, яблони, клена и других пород. Во втором случае в ранней древесине сосуды очень широкие, их просветы можно иногда видеть невооруженным глазом, как у ясеня, дуба. В поздней

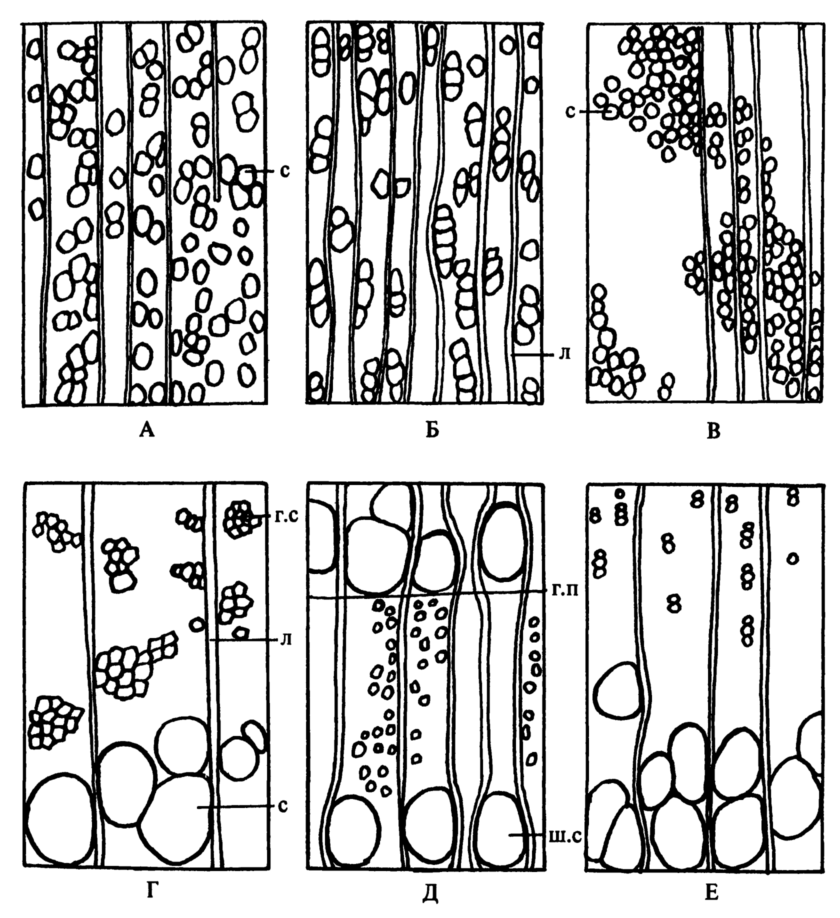


Рис. 108. Расположение сосудов в годовых приростах рассеяннососудистой (А–В) и кольцесосудистой (Г–Е) древесины: А — груша; Б — береза; В — крушина; Г — вяз; Д — дуб; Е–ясень.

Обозначения: г.п — граница годового прироста древесины, г.с — группы сосудов поздней древесины, л — лучи, с — сосуды, ш.с — широкопросветный сосуд ранней древесины

13 Зак. 53

древесине сосуды немногочисленные, их просветы в несколько раз меньше, чем у сосудов ранней древесины. Между этими типами строения имеются переходные варианты.

Пространство между сосудами занято остальными элементами продольной системы: трахеидами, древесинными волокнами, продольной (тяжевой) паренхимой (рис. 107).

Трахеиды представляют собой длинные прозенхимные клетки с окаймленными порами, расположение которых варьирует у разных пород. Трахеиды липы имеют спиральные утолщения. Обычно трахеиды приурочены к сосудам и к поздней древесине годового прироста.

У некоторых растений полости сосудов, реже — и трахеид, закупориваются тиллами. При этом паренхимная клетка, примыкающая к сосуду, врастает в его полость через пору, растягивая замыкающую пленку, и образует пузыревидный или мешковидный вырост (рис. 109). В ряде случаев он отделяется от паренхимной клетки, делится, увеличивая число тилл. Молодые тиллы живые, с ядром, цитоплазмой, часто они содержат крахмал. Впоследствии у некоторых растений тиллы склерифицируются, превращаясь в каменистые клетки. Тиллы могут формироваться очень рано. У белой акации, например, уже в первый год жизни сосуды могут затилловываться,

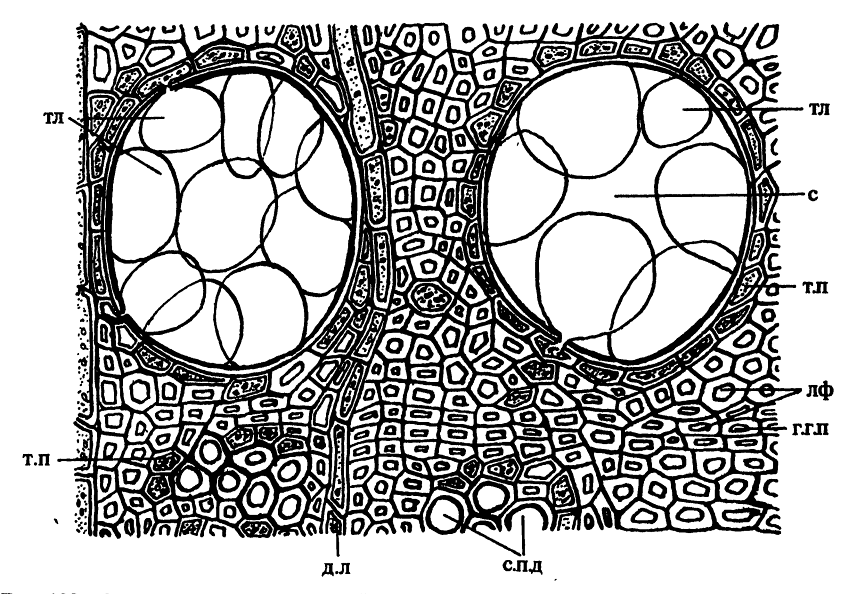


Рис. 109. Строение древесины белой акации на границе двух годовых приростов. *Обозначения*: г.г.п — граница между двумя годовыми приростами, д.л — древесинный луч, лф — либриформ, с — сосуд ранней древесины, с.п.д — сосуды поздней древесины, тл — тиллы, т.п — тяжевая паренхима

однако, у большинства растений тиллообразование связано с появлением ядровой древесины.

Древесинные волокна, или волокна либриформа, как правило, длиннее трахеид. В поперечном сечении они чаще всего многоугольные, но в поздней древесине, в которой их больше, чем в ранней, они нередко сплюснуты в радиальном направлении (рис. 107 А). Стенки древесинных волокон имеют простые *щелевидные* поры, которые часто выглядят *крестовидными* (рис. 107 Б). Это объясняется тем, что в паре пор, находящихся в смежных стенках соседних волокон, апертуры могут быть по-разному ориентированы. При рассмотрении такой пары пор в плане их апертуры оказываются перекрещенными. В смежных стенках волокон с другими элементами древесины пор нет.

Клетки древесинной паренхимы отличаются от остальных элементов продольной системы более тонкими, слабее одревесневающими оболочками с многочисленными простыми порами, а также наличием в их полостях зернистого содержимого и запасного крахмала.

Расположение продольной древесинной паренхимы в годовых приростах имеет важное диагностическое значение. Паренхиму, ассоциированную с сосудами, называют *паратрахеальной* (от греч. para — возле). Если она полностью окружает сосуд, говорят о *вазицентрической* (от греч. vas — сосуд) паренхиме. Различают также крыловидную, сомкнуто-крыловидную и другие варианты паратрахеальной паренхимы, не образующей полной обкладки вокруг сосуда (рис. 110 Г–И).

Продольную паренхиму, не связанную с сосудами, называют *апотрахеальной* (от греч. apo — без). Существует несколько вариантов такой паренхимы: *диффузная* паренхима, одиночные клетки которой распределены более или менее равномерно по годовому приросту (рис. 109 А); *метатрахеальная* паренхима, расположенная на поперечных срезах древесины короткими тангентальными тяжами (рис. 109 Б); *терминальная* паренхима, приуроченная к наружным слоям поздней древесины (рис. 109 В). В древесине могут сочетаться разные типы расположения паренхимы.

Древесинные лучи лиственных растений на поперечных срезах либо ровные, строго радиальные, либо изогнутые, огибающие широкие сосуды. Наряду с 1–3-рядными лучами, как у ольхи, березы, ивы, у лиственных древесных пород встречаются и широкие, многорядные лучи, характерные для дуба, бука, платана. Гомоцеллюлярные лучи состоят либо только из лежачих клеток, как у рябины, липы (рис. 111 А), либо только из стоячих клеток, как у черники кавказской (рис. 111 Г). Гетероцеллюлярные лучи состоят из лежачих и стоячих клеток. У падуба, бузины, грецкого ореха стоячие клетки обычно расположены по краям лучей (рис. 111 Б). У некоторых древесных пород лучи сложены чередующимися слоями лежачих и стоячих клеток (рис. 111 В). У дуба, граба встречаются наряду с широкими, многорядными, также ложно-широкие, или агрегатные лучи. На тангентальных срезах

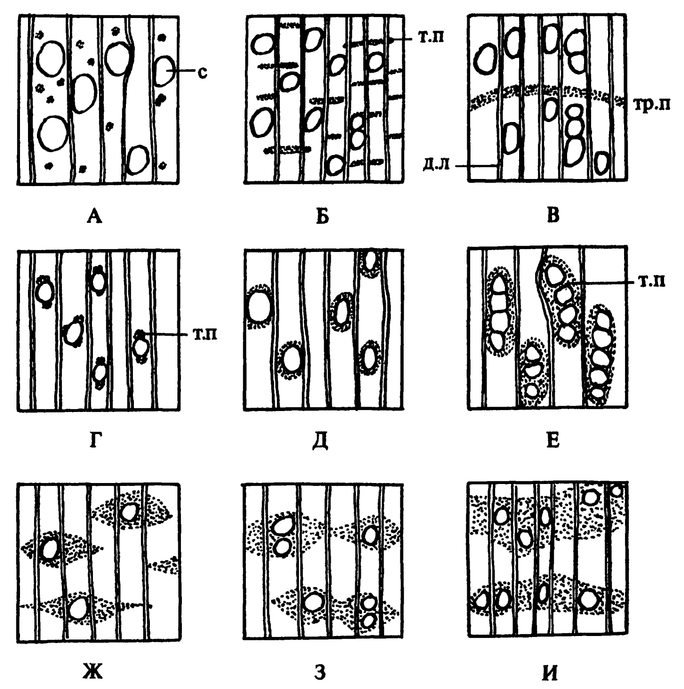


Рис. 110. Схемы расположения клеток тяжевой паренхимы в древесине лиственных древесных пород: А–В — апотрахеальная паренхима: А — диффузная; Б — метатрахеальная; В — терминальная; Г–И — паратрахеальная паренхима: Д–Е — варианты вазицентрической паренхимы; Ж — крыловидная паренхима; З, И — варианты сомкнутокрыловидной паренхимы.
Обозначения: д.л — древесинный луч, с — сосуд, т.п — тяжевая (продольная) паренхима, тр.п — терминальная паренхима

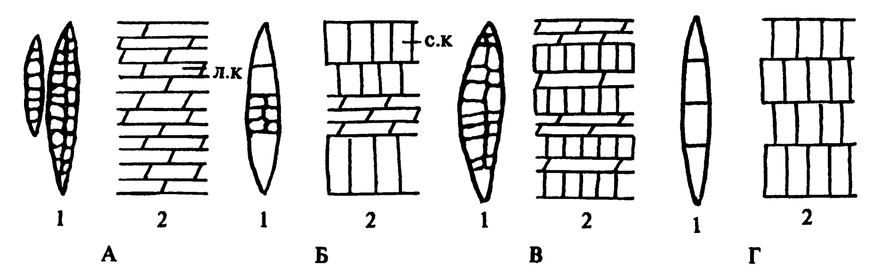


Рис. 111. Схемы строения древесинных лучей лиственных древесных растений: 1 — лучи на тангентальных срезах, 2 — лучи на радиальных срезах; А — гомоцеллюлярный луч; Б–В — гетероцеллюлярные лучи; Г — гомоцеллюлярно-палисадный луч.
Обозначения: л.к — лежачие клетки, с.к — стоячие клетки

древесины они представляют собой систему сближенных гомоцеллюлярных лучей, разделенных либо изогнутым древесинным волокном, либо тяжевой паренхимой. Паренхимные клетки древесинных лучей функционируют в качестве запасающих.

Соотношение между разными элементами, слагающими древесину, толщина, пористость, степень одревеснения их оболочек определяют физико-механические свойства этой ткани, в том числе — значения удельной массы, показатели прочности и твердости. Исключительно твердую и красивую древесину имеет парротия персидская, которую называют железным деревом. Твердая, тяжелая древесина с удельной массой 1,42 свойственна бакауту. Тяжелая древесина с удельной массой 1,17 характерна для эбенового дерева. Древесина бальсы легче пробки (удельная масса — 0,12) и имеет высокую плавучесть. Из ее бревен был сделан плот Кон-Тики, на котором в 1947 г. норвежский ученый и путешественник Тур Хейердал пересек Тихий океан от побережья Перу до островов Полинезии. Еще легче (удельная масса — 0,116) древесина анноны болотной.

4.5. Луб лиственных древесных растений

Основное отличие луба лиственных деревьев от луба хвойных состоит в строении проводящих элементов. У хвойных они представлены ситовидными клетками, у лиственных — ***ситовидными трубками***, вдоль члеников которых расположены тяжи сопровождающих клеток. Луб включает также ***тяжевую паренхиму***, наиболее обильную в непроводящей зоне. В состав твердого луба могут входить склереиды и волокна. Лубяные, как и древесинные лучи — только паренхимные, гомо- и гетероцеллюлярные.

Проводящая зона луба состоит из тонкостенных элементов: ситовидных трубок, тяжевой и лучевой паренхимы. Твердый луб появляется обычно на втором или третьем году жизни ветки, но у липы волокна образуются уже в однолетних стеблях.

Ситовидные трубки — наиболее широкопросветные элементы, имеющие многоугольные очертания на поперечных срезах. Чаще всего они расположены группами, окруженными клетками тяжевой паренхимы (рис. 112 А), но нередко составляют довольно длинные тангентальные слои.

Членики ситовидных трубок имеют либо ***простые***, либо ***сложные ситовидные пластинки***. На поперечных срезах простые ситовидные пластинки обычно видны в плане (рис. 113), сложные — перерезанными, так как они всегда расположены наклонно к продольной оси членика ситовидной трубки (рис. 112 А). В плане они видны только на радиальных срезах (рис. 112 Б). В проводящей зоне луба ситовидные трубки заполнены зернистым содержимым, в непроводящей они пустые. Сопровождающие клетки, прижатые к одной из стенок членика ситовидной трубки, — самые мелкие элементы луба, характеризующиеся плотным содержимым. Обычно каждый членик

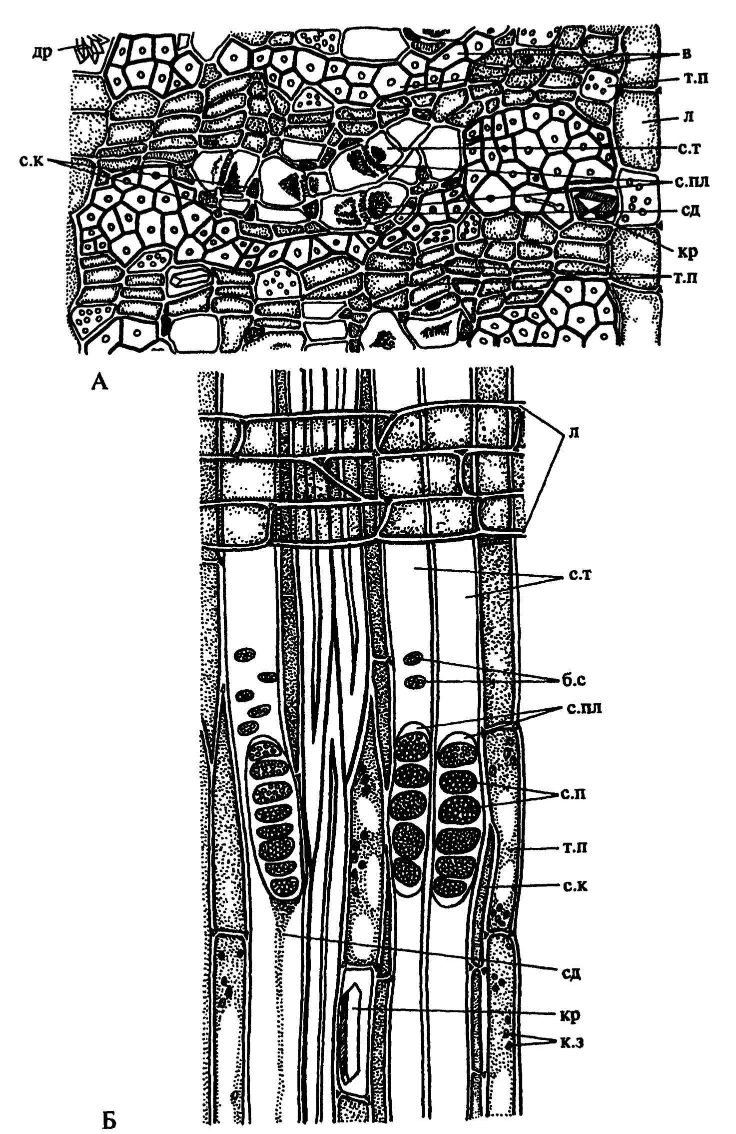


Рис. 112. Строение вторичной флоэмы липы: А — поперечный; Б — радиальный срезы.

Обозначения: б.с — боковые ситовидные поля, в — волокна, др — друза, к.з — крахмальные зерна, кр — кристалл оксалата кальция, л — лучи, сд — содержимое ситовидных трубок (с.т), с.к — сопровождающие клетки, с.п — ситовидные поля, с.пл — ситовидные пластинки, т.п — тяжевая паренхима

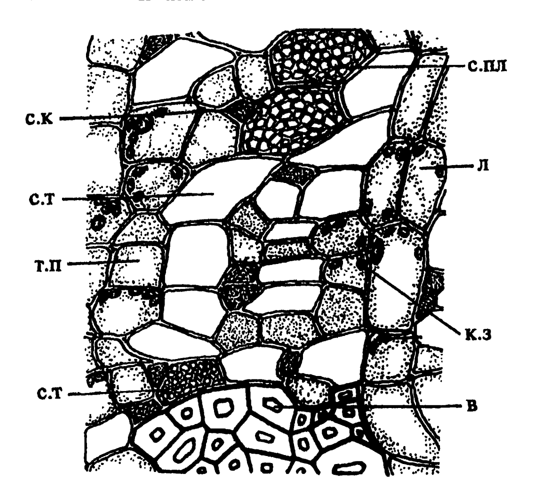


Рис. 113. Вторичная флоэма ясеня на поперечном срезе. *Обозначения*: в — волокна, к.з — крахмальные зерна, л — луч, с.к — сопровождающая клетка, с.пл — ситовидная пластинка в плане, с.т — ситовидные трубки, т.п — тяжевая паренхима

ситовидной трубки ассоциирован с одним тяжем сопровождающих клеток, но иногда их может быть два и более. Число клеток в тяже сильно варьирует. Как и у хвойных, ситовидные элементы функционируют в течение одного вегетационного периода. Исключение составляет липа, у которой живые ситовидные трубки отмечены в 2–5-летних ветвях. Осенью ситовидные пластинки закупориваются мозолистыми телами. Иногда в полость ситовидной трубки врастают паренхимные клетки, образуя *тиллоиды*.

Тяжевая паренхима у лиственных древесных растений двух типов: *запасающая*, содержащая зерна крахмала, и *кристаллоносная*, в клетках которой откладывается оксалат кальция в виде одиночных кристаллов (липа, береза, клен, черемуха, дуб), друз (ольха, лещина), кристаллического песка или очень мелких игольчатых кристаллов (ясень).

У вяза некоторые клетки тяжевой паренхимы сильно разрастаются, превращаясь в *слизевые клетки*, особенно много их у вяза приземистого, или мелколистного. К тонкостенным элементам луба принадлежат также млечники, встречающиеся в первичном лубе клена, вторичном лубе бересклета, у которого они содержат гуттаперчу.

Лишь у немногих древесных пород, например, у дримиса, смородины, в лубе нет одревесневших элементов. У большинства лиственных деревьев твердый луб в той или иной степени развит. По характеру слагающих его элементов лиственные древесные породы составляют три группы.

У пород первой группы твердый луб представлен только *склереидами*, возникающими обычно вследствие склерификации клеток тяжевой паренхимы (береза, ольха). Склереиды имеют толстые, твердые оболочки, пронизанные поровыми канальцами; расположены склереиды поодиночке или группами разных размеров и очертаний.

У пород второй группы твердый луб состоит только из *волокон* длиной 0,5–2,5 мм, дифференцирующихся непосредственно из производных веретеновидных клеток камбия. В поперечном сечении они мельче склереид, имеют одно-, двуслойные оболочки с немногочисленными порами. Волокна обычно располагаются группами, составляющими плотные или рыхлые тангентальные тяжи. У липы группы волокон на поперечных срезах имеют очертания перевернутой широкой буквы «П» или вогнутой дуги (рис. 112 А), огибающей тонкостенные клетки и препятствующей их деформации.

Породы третьей группы характеризуются наличием в твердом лубе и *волокон*, и *склереид* (ясень, дуб). Чаще всего склереиды развиваются между группами волокон, скрепляя их, но они могут располагаться и диффузно. У клена склерифицируются клетки не только тяжевой, но и лучевой паренхимы.

У большинства лиственных деревьев группы элементов твердого луба ассоциированы с клетками кристаллоносной паренхимы.

Дилатация, приводящая к тангентальному разрастанию наружных слоев луба, у лиственных пород может быть, как и у хвойных, диффузной, в которой участвует тяжевая паренхима, и лучевой. Диффузная дилатация свойственна березе, ольхе, лучевая — яблоне, липе (рис. 96). У многих древесных пород, как уже было отмечено, лучевая дилатация сочетается с диффузной.

Корка у большинства лиственных пород чешуйчатая (рис. 96), но у винограда (рис. 114), ломоноса, эвкалипта она кольцевая.

У растений с чешуйчатой коркой клетки пробки, входящие в состав перидерм, нередко дифференцированы на тонко- и толстостенные, как, например, у платана. Опадению чешуй такой пробки способствуют напряжения, вызываемые различиями в гигроскопичности и прочности разных слоев пробки. У растений с кольцевой коркой ее опадение сопровождается разрывами на длинные лентовидные куски, которые на некоторое время остаются соединенными с более молодой коркой своими концами; впоследствии они сбрасываются.

Практическое значение имеет корка пробкового дуба, произрастающего в юго-западной Европе и Северной Америке. Первый феллоген у него функционирует очень долго, образуя мощную, со временем грубеющую и растрескивающуюся пробку. Ее полностью срезают. Следующий закладывающийся феллоген порождает мягкую упругую пробку, используемую в качестве закупорочного материала. Эту пробку снимают несколько раз обычно через каждые 8–10 лет до достижения деревом 200-летнего возраста.

У некоторых лиственных древесных пород корка образуется только в основании старых стволов, как у березы, ствол которой на большом протяжении покрыт пробкой (берестой), состоящей из чередующихся слоев узко- и широкопросветных клеток.

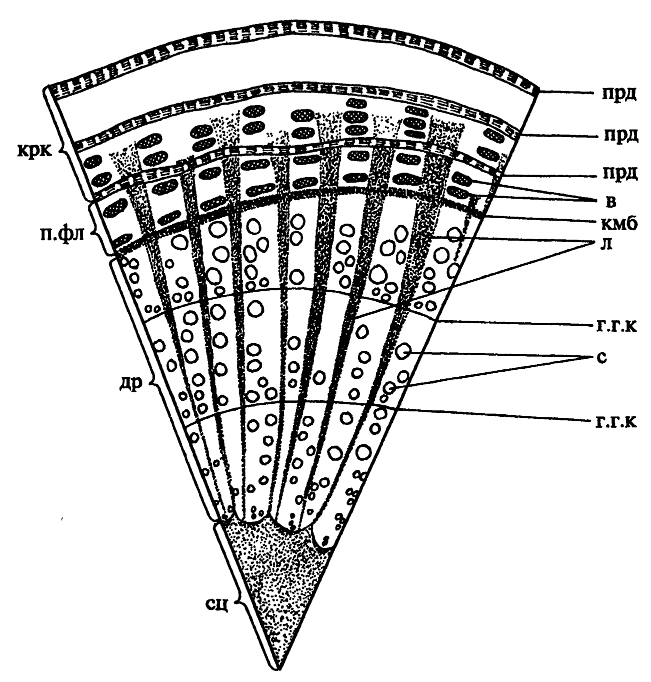


Рис. 114. Схема строения трехлетней ветки винограда с кольцевой коркой. *Обозначения*: в — волокна, г.г.к — границы годовых приростов древесины, др — вторичная древесина, кмб — камбий, крк — корка, прд — перидермы, п.фл — проводящая флоэма, с — сосуды, сц — сердцевина

5. Функциональные системы древесины и луба

У растений из большинства таксонов высоких рангов проведение веществ осуществляют трахеиды и ситовидные клетки, и лишь у покрытосеменных эту функцию несут более совершенные элементы — сосуды, или трахеи, и ситовидные трубки.

Какие же факторы определили необходимость изменения строения этих проводящих элементов?

Древесина возникла в эволюции растений как ткань *водопроводящая*, но, в связи с тем, что составляющие ее элементы приобрели толстые одревесневающие оболочки, она стала выполнять и *механическую роль*. Это оказалось особенно важным для древесных растений.

В древесине хвойных обе эти функции выполняют трахеиды. Но для проведения воды необходимы большая длина трахеид, наличие у них широких полостей, что способствует увеличению мощности восходящего тока,

а также многочисленных пор в оболочках, благодаря которым возможно перемещение воды из одной трахеиды в другую. Для осуществления механической функции необходимы значительное утолщение и одревеснение оболочек и отсутствие в них пор, которые, представляя собой неутолщенные участки оболочки, уменьшают ее прочность. Так как оболочка утолщается с внутренней стороны, то, естественно, этот процесс неизбежно должен привести к уменьшению размеров клеточной полости. Таким образом, по своему характеру признаки, облегчающие проведение воды и повышающие прочность древесины, оказываются взаимоисключающими. Если бы они находились в оптимальных отношениях, то трахеиды могли бы успешно выполнять обе функции. На деле этого нет, поэтому не случайно у хвойных трахеиды дифференцированы. Трахеиды ранней древесины лучше приспособлены к проведению воды, трахеиды поздней древесины того же годового прироста эту функцию практически утратили и играют в основном механическую роль. Выключение части трахеид из водопроведения должно было компенсироваться образованием более совершенных в структурном отношении элементов — сосудов. Перфорирование конечных стенок составляющих их члеников облегчало прохождение по ним воды.

Сосуд, хотя и состоит из многочисленных члеников, все же имеет ограниченную длину. Конечные членики сосуда, как уже было сказано ранее, не перфорированы и сообщаются с конечными члениками других, выше или ниже расположенных сосудов, окаймленными порами. Активизация транспорта воды может быть достигнута путем контактирования сосудов не только концевыми участками, но и участками боковых стенок, несущими поры. Если сосудов много, то они связаны в единую систему, способную проводить воду как в вертикальном, так и в радиальном и тангентальном направлениях. В такой древесине трахеид нет. Если сосуды малочисленные и не имеют непосредственных боковых контактов, между ними сохраняются трахеиды, также участвующие в проведении воды. Таким образом, выявлены три типа строения проводящей системы древесины, соответствующие разным ступеням ее эволюционного развития: *трахеидальный*, свойственный большинству голосеменных и некоторым покрытосеменным (троходендрон); *трахеидально-сосудистый*, характерный для многих лиственных пород, в том числе березы, дуба, а также для некоторых специализированных голосеменных (эфедра, гнетум); *сосудистый*, встречающийся, например, у ясеня, вяза.

Преобразованию части трахеид в членики сосудов сопутствовал и процесс превращения другой части трахеид в специализированные механические элементы — древесинные волокна, или волокна либриформа, имеющие толстые оболочки с немногочисленными простыми порами. Совокупность этих элементов слагает механическую систему древесины. Естественно, специализированные механические элементы лучше развиты в той древесине, в которой трахеид нет, и в проведении воды участвуют только сосуды. Таким

образом, развитие водопроводящей и механической систем древесины представляет собой два взаимосвязанных процесса.

Третью систему древесины слагают живые паренхимные клетки. Появление древесинной паренхимы в эволюции растений обычно связывают с изменением в мезозое климатических условий. Сезонный характер климата определил необходимость отложения в запас веществ, которые растения реализуют при наступлении благоприятных для роста условий. Наряду с этим паренхимные клетки играют важную роль в аккумуляции ионов минеральных веществ, поступающих из почвы, улучшая минеральное питание растений.

Живые паренхимные клетки плохо проводят воду, поэтому они располагаются в тех местах, где сосуды не контактируют между собой, что характерно для апотрахеальной паренхимы. Часто они находятся между трахеидами. Если трахеид нет, а в древесине много либриформа, паренхимные клетки образуют обкладки вокруг сосудов, то есть возникает паратрахеальная паренхима. Такое расположение способствует быстрой подаче весной гидролизованного крахмала из паренхимных клеток в сосуды и перемещению его к раскрывающимся почкам.

Таким образом, древесина представляет собой сложную ткань. Структурная дифференциация ее элементов, особенно четко выраженная у покрытосеменных, соответствует их объединению в *три взаимосвязанные функциональные системы: проводящую, механическую и живую, паренхимную.*

Функциональные системы существуют и в лубе. Но если преобразования древесины в эволюции растений выразились прежде всего в создании оптимальных отношений между проводящими и механическими элементами, то в лубе наибольшее значение имели *взаимоотношения между проводящими элементами и лубяной паренхимой.* Это прежде всего объясняется особенностями развития ситовидных элементов, в процессе которого происходят дегенеративные изменения органоидов, а к началу функционирования разрушается и ядро.

Преобразования проводящих элементов флоэмы в эволюции растений происходили от ситовидных клеток к длинным члеником ситовидных трубок со сложными ситовидными пластинками, редукция числа ситовидных полей в которых определила их превращение в простые ситовидные пластинки. Этому сопутствовало установление тесных физиологических контактов с живыми паренхимными клетками, вырабатывающими и передающими в ситовидные элементы энергию и ферменты, необходимые для осуществления транспорта продуктов ассимиляции.

У голосеменных — это клетки Страсбургера, у покрытосеменных — сопровождающие клетки, которые связаны с члениками ситовидных трубок не только физиологически, но и онтогенетически, так как сопровождающая клетка и членик ситовидной трубки возникают из одной исходной клетки. Таким образом, принцип *комплементарности*, или *дополнительности*,

лежит в основе взаимоотношений между проводящими и паренхимными элементами луба. Он наиболее четко выражен у покрытосеменных растений.

Остальные паренхимные клетки выполняют функцию запаса питательных веществ, в этом они сходны с древесинной паренхимой. Накапливая вторичные продукты обмена веществ, некоторые клетки освобождают растения от продуктов отброса, а сбрасыванием корки достигается их удаление.

Еще одна очень важная функция лубяной паренхимы — *участие в новообразовании клеток*, обусловливающих дилатацию луба, и заложении феллогенов, предшествующих образованию внутренних перидерм и корки. Трансформация паренхимных клеток в склереиды усиливает мощность механической системы луба, в состав которой у многих растений входят также волокна, но, в отличие от древесины, механическая система луба имеет лишь локальное значение, главным образом, уменьшая возможность повреждения коры и создавая преграды на пути проникновения в растение болезнетворных организмов.

Отмеченные особенности паренхимной и механической систем луба тесно связаны с его периферическим положением в стволах и ветвях древесных растений.

6. Особые типы вторичного утолщения

Наряду с растениями, для которых характерны отмеченные особенности вторичного утолщения, известно немало растений с атипичным утолщением, которое может осуществляться разными способами:

- неравномерной деятельностью камбия в разных участках и необычным расположением древесины и луба;
- одновременной деятельностью нескольких камбиев;
- утолщением с помощью нескольких последовательно образующихся камбиев, каждый из которых начинает функционировать после прекращения работы предыдущего;
- отсутствием типичного камбия и утолщением, осуществляемым особой меристематической зоной.

Рассмотрим подробнее эти варианты атипичного вторичного утолщения.

1. Неравномерная деятельность камбия часто связана с наклонным или почти горизонтальным положением ветвей. В этом случае возникают *эксцентрические приросты древесины*, нередко встречающиеся у лиственных древесных растений. При *эпиксилии* (от греч. epi — на, над, сверх, и xylon — дерево), свойственной серебристому тополю, дубу, буку, березе, приросты древесины на верхней стороне ветви шире. Эту древесину называют *тяговой*, а расположенную на нижней стороне дерева — *креневой*. Они различаются строением. Креневая древесина богаче сосудами и беднее либриформом, чем

тяговая, оболочки всех слагающих ее элементов сильно одревесневают. Волокна либриформа в поперечном сечении обычно многоугольные, довольно тонкостенные и имеют обильные поры. Тяговая древесина богаче лучами, клетки которых содержат много запасного крахмала. Волокна либриформа расположены продольными рядами, очертания их поперечных сечений более или менее прямоугольные.

Наряду с эпиксилией, у лиственных деревьев может быть и *гипоксилия* (от греч. hypo — внизу и xylon). В этом случае приросты древесины, богатые либриформом, толще на нижней стороне ветви. Гипоксиличны ветви яблони, груши, облепихи.

В лубе эксцентричность выражена значительно хуже. Однако у чернодревесинной акации, гледичии, софоры на нижней стороне ветвей лубяные волокна более крупные, с сильно одревесневающими первичными и вторичными оболочками. На верхней стороне ветви они мельче, почти без клеточной полости, с очень толстыми оболочками, в которых одревесневают первичные и почти не одревесневают вторичные слои.

У некоторых тропических лиан стебли в поперечных сечениях более или менее плоские или лопастные из-за неодинаковой активности камбия в разных его участках. Необычное строение возникает и вследствие сильного разрастания тяжевой и лучевой древесинной паренхимы (рис. 115 Б, В).

Изменения характера работы камбия в отдельных, обычно симметрично расположенных местах, может привести к появлению тяжей луба внутри вторичной древесины. Так, у крупной лианы энтады, небольшие секторы камбия образуют наружу и внутрь только луб. Через некоторое время камбий переходит к нормальной деятельности, и тяжи луба оказываются погруженными в древесину. У бигнонии камбий сначала работает нормально, а затем в определенных местах начинает производить внутрь не древесину, а луб. В результате древесина на поперечных срезах приобретает лопастные, иногда довольно причудливые очертания (рис. 115 А).

2. Одновременная деятельность нескольких камбиев отмечена у палеозойских голосеменных — семенных папоротников, имевших высокие стебли (стволы) и сложные очень крупные листья (вайи). Стебли медуллезы, например, в основании были протостеличны, с экзархной или мезархной протоксилемой. От этой стелы ответвлялись более мелкие протостелы, отходящие в листья. Поэтому во внутренней паренхимной зоне стебля было несколько протостел, состоящих из первичных проводящих тканей, окруженных перициклом. Впоследствии в каждой из стел между первичными флоэмой и ксилемой закладывался камбий, образовывавший вторичные проводящие ткани. У некоторых растений протостелы были разных размеров: внутренние — небольшие, округлых очертаний, наружные — более крупные, вытянутые в тангентальном направлении, часто соединяющиеся между собой (рис. 116).

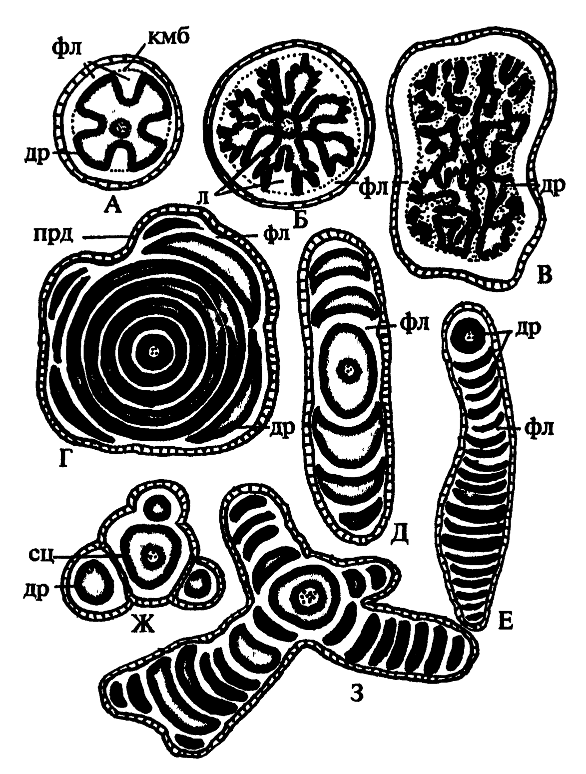


Рис. 115. Атипичное утолщение стеблей лиан: А — бигнония; Б — меллоа; В — баухиния; Г — вистерия; Д — элисрена; Е — махерион; Ж — сержания; З — тинуйя. *Обозначения*: др — древесина, кмб — камбий, л — лучи, прд — перидерма, сц — сердцевина, фл — флоэма

Из современных растений несколько одновременно функционирующих камбиев встречается в стеблях тропических лиан, например, у сержании ломоносолистной (рис. 115 Ж). В молодом, еще слабо одревесневшем стебле, который уже начал закручиваться вокруг какой-нибудь опоры, изменяется конфигурация камбия, в нем возникают складки или петли. Они отщепляются от остальной части камбия и, замыкаясь, образуют несколько самостоятельных нормально функционирующих камбиев. В этом случае стебель кажется состоящим из нескольких стеблей, соприкасающихся лубяными участками или разделенных паренхимой первичной коры основного стебля, в отличие от которого они обычно не имеют сердцевины. С возрастом, когда вокруг луба формируется перидерма, эти своеобразные тяжи вторичных проводящих тканей обособляются, хотя и оказываются расположенными рядом, подобно отдельным веревкам в канате.

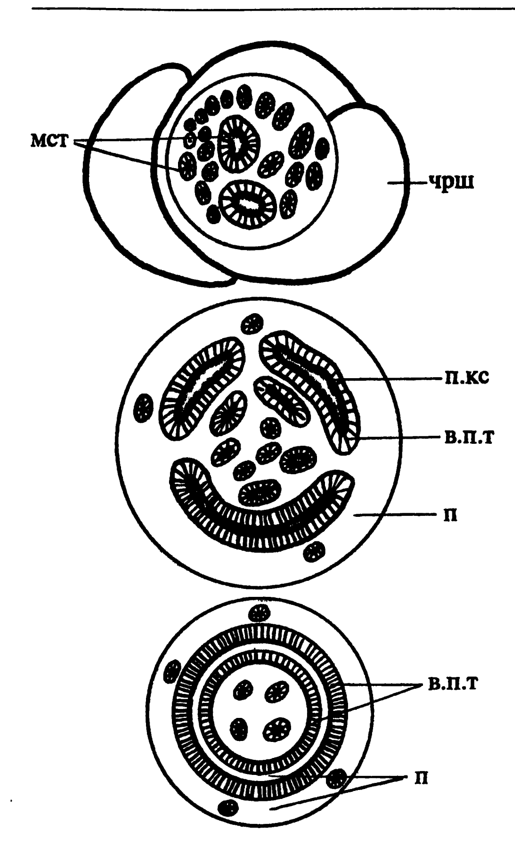


Рис. 116. Строение стволов 3 видов семенного папоротника из рода медуллоза с вторичным утолщением каждой меристелы. *Обозначения*: в.п.т — вторичные проводящие ткани, мст — меристелы, п — паренхима, п.кс — первичная ксилема, чрш — основания черешков, окружающих ствол

3. Утолщение в результате деятельности нескольких камбиев, последовательно сменяющих один другого, распространено не только среди древесных, но и среди травянистых растений, при этом древесные могут быть как лианами, так и прямостоячими растениями, примером которого служит дерево пустыни — саксаул.

В эвстелических стеблях этих растений обычным путем закладывается камбий, функционирующий ограниченный период времени. Его сменяют добавочные камбии, чаще всего закладывающиеся в перицикле. Вследствие периклинального деления его клеток, толщина перицикла увеличивается. Во внутреннем слое закладывается добавочный камбий, производящий внутрь древесину, наружу — луб. После окончания его работы в оставшемся перицикле снова происходят периклинальные деления клеток и во внутреннем слое закладывается новый добавочный камбий и т. д.

Нередко добавочные камбии закладываются не по всей окружности разросшегося центрального цилиндра, а отдельными дугами. В этих

случаях стебли приобретают разнообразные очертания поперечных сечений (рис. 115 Г–Е, З). Из голосеменных такое утолщение характерно для некоторых видов гнетума, представляющих собой лианы. У них добавочные камбии образуют коллатеральные проводящие пучки.

4. У некоторых растений вторичное утолщение осуществляется деятельностью многослойной меристемы, закладывающейся, как и добавочные камбии, в перицикле, но она функционирует в течение всей жизни органа. Клетки этой меристемы, как и клетки камбия, расположены радиальными рядами. В ее внутренней части возникают очаги активно делящихся клеток, из которых дифференцируются проводящие ткани, составляющие закрытые коллатеральные пучки. Клетки, расположенные между пучками, составляют межпучковую соединительную ткань, нередко одревесневающую. По мере образования новых пучков и соединительной ткани клетки меристематической зоны, находящиеся снаружи от них, делятся, и толщина меристематической зоны восстанавливается.

Таким образом, основное отличие деятельности этой меристематической зоны от типичного камбия состоит в центростремительном образовании не отдельных элементов проводящих тканей, а коллатеральных пучков. Иногда она откладывает и наружу немногочисленные паренхимные клетки. Такой тип утолщения свойствен стеблям широко распространенного сорняка — мари белой. С внутренней стороны к этой зоне вторичного утолщения примыкают пучки листовых следов, имеющих типичное для эвстелы расположение.

Практически тот же способ утолщения характерен для стеблей и некоторых древоподобных однодольных — драцены, юкки, цветоносов агавы, но у них постоянно действующая меристематическая зона онтогенетически связана с меристемой первичного утолщения, которая закладывается непосредственно под конусом нарастания побега (см. рис. 87 А). В зрелых стеблях она находится между первичной корой и атактостелой с диффузно расположенными пучками листовых следов. Как и у мари, меристематическая зона образует внутрь пучки и соединительную ткань — паренхиму, но пучки не коллатеральные, а концентрические, амфивазальные. Пучки листовых следов, расположенные во внутренней части стебля этих растений, обычно коллатеральные, но встречаются и концентрические (рис. 117).

Таким образом, разнообразие анатомического строения стеблей определяют не только особенности их первичного строения, прежде всего — стелярной организации, но и вторичные изменения, характер которых связан со способами заложения и функционирования латеральных меристем.

В одних случаях, как у лиан, атипичное строение стеблей способствует их гибкости, что для этой группы растений очень важно, в других — роль атипичного строения не совсем ясна, но все же — это один из признаков, демонстрирующих морфологическое разнообразие растительного мира.

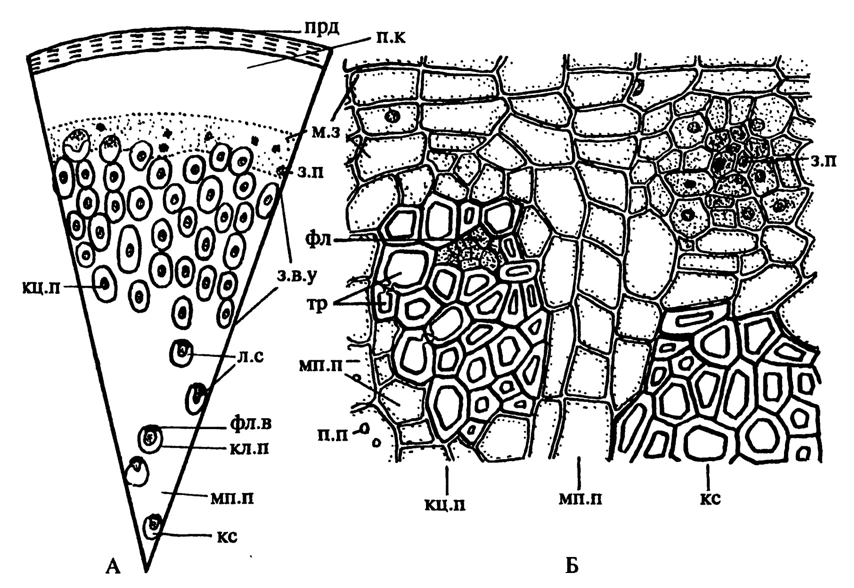


Рис. 117. Строение стебля драцены: А — поперечный срез стебля; Б — фрагмент зоны вторичного утолщения.

Обозначения: з.в.у — зона вторичного утолщения, з.п — закладывающийся проводящий пучок, кл.п — коллатеральный проводящий пучок, кс–ксилема, кц.п — концентрический амфивазальный пучок, л.с — пучки листовых следов, м.з — меристематическая зона, мп.п — межпучковая паренхима, п.к — первичная кора, п.п. — простые поры, прд — перидерма, тр — трахеиды, фл — флоэма, фл.в — флоэмные волокна

Глава 9

Лист

Лист — боковой орган растения с ограниченным верхушечным ростом, выполняющий три главные функции: фотосинтез, транспирацию и дыхание.

Связь листа и стебля, как органов побега, обусловлена исторически, онтогенетически и функционально. Исторически — потому, что оба они в эволюции высших растений возникли вследствие морфологической дифференциации осевого органа — телома, присущего первенцам наземной флоры (см. гл. 3, п. 1). Онтогенетически — потому, что развиваются из одной и той же апикальной меристемы — конуса нарастания. Стебель служит для размещения листьев и способствует приобретению ими ориентации, позволяющей максимально использовать освещение, от которого зависит интенсивность фотосинтеза. Связь проводящих систем обоих органов, устанавливающаяся в узловых зонах стебля в процессе развития побега, определяет поступление в лист воды и отток из него продуктов фотосинтеза. Все это подтверждает представление о побеге как целостной структурно-функциональной системе.

1. Морфология листа и его функции

Типичный лист состоит из пластинки, имеющей дорзивентральное строение (верхняя — *адаксиальная* сторона отличается от нижней — *абаксиальной*) основания, черешка и прилистников (рис. 118).

Размеры листьев варьируют от нескольких миллиметров до нескольких метров, чаще их длина составляет 3–5–10 см. Очень крупные листья характерны для древовидных папоротников и некоторых пальм. Так, у корифы зонтичной они длиной до 8 и шириной до 6 м, у рафии смолистой листовые пластинки достигают 20 м длины при 12 м ширины, а черешки 4–5 м. Интересны листья некоторых водных растений: у лотоса их пластинки в поперечнике бывают около 50 см, у виктории амазонской — до 2 м и могут выдерживать 35–40 кг нагрузки. Как правило, чем больше размеры листьев, тем меньше их на растении.

Основание листа обычно расширенное, сросшееся со стеблем в области узла и частично или полностью обрастающее его. В первом случае узел называют *неполным*, во втором — *полным*.

У некоторых растений основание разрастается не только в ширину, но и в длину, образуя *влагалище*. У чемерицы влагалище каждого листа окружает

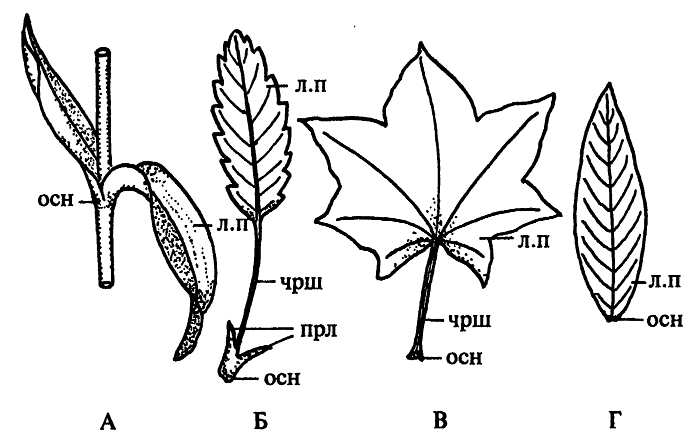


Рис. 118. Разные типы строения листьев: А — листья с основаниями, сросшимися в короткое влагалище; Б — лист с черешком и прилистниками; В — лист с черешком без прилистников; Г — лист сидячий.
Обозначения: л.п — листовые пластинки, осн — основания листьев, прл — прилистники, чрш — черешки

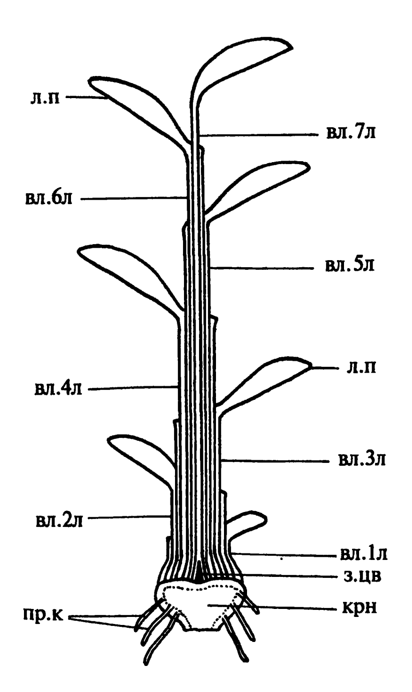


Рис. 119. Схема строения «ложного» стебля чемерицы.
Обозначения: вл.1–7л — влагалища 1–7-го листьев, з.цв — зачаток цветоноса, крн — корневище, л.п — листовые пластинки, пр.к — придаточные корни

влагалище выше расположенного, более молодого листа. Такие вставленные одно в другое влагалища имитируют стебель, который называют ложным в отличие от настоящего, цветоносного стебля, растущего внутри трубки из листовых влагалищ (рис. 119).

Длинные влагалища характерны для листьев злаков. Если края влагалища срастаются между собой на значительном протяжении, образуя трубку, его называют *закрытым*, или *замкнутым* (рис. 120 А), если они остаются свободными, но заходят один за другой, влагалище называют *открытым*, или *незамкнутым* (рис. 120 А). В месте перехода в листовую пластинку влагалище образует *язычок* (ligula) в виде довольно длинной или короткой пленочки, оторочки, либо волосков (рис. 120 В–Д). Язычок плотно прилегает к стеблю, препятствуя попаданию воды внутрь влагалища, защищающего находящуюся в основании междоузлия зону интеркалярного (вставочного) роста.

У представителей семейства зонтичных влагалище, развивающееся из основания черешка, иногда сильно вздуто или имеет вид широкой чаши, как у ферулы (рис. 121 В).

На основании листа многих растений образуются парные, часто несимметричные, пленчатые или похожие на листовые пластинки выросты — *прилистники* (рис. 122). У бобовых, травянистых розоцветных, а также у розы, они сохраняются в течение всей жизни листа, а у яблони, клена, липы,

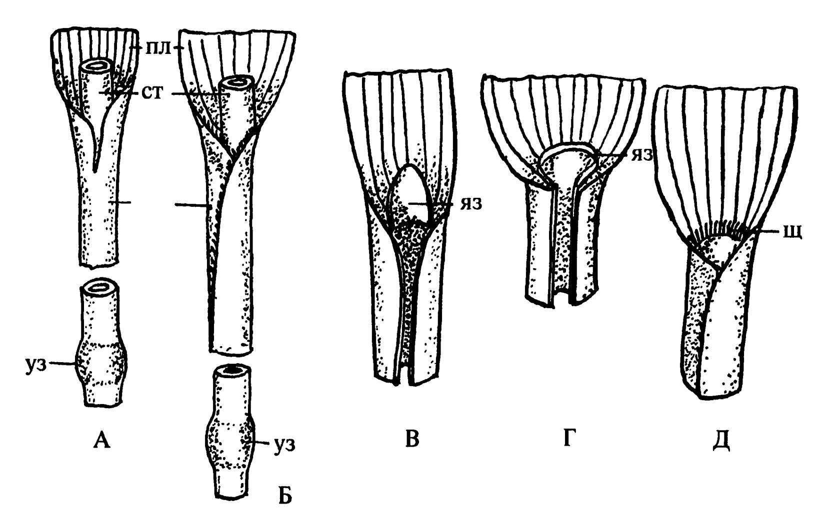


Рис. 120. Влагалища и язычки листьев злаков: А — замкнутое (закрытое) влагалище зубровки; Б — незамкнутое (открытое) влагалище щетинника; В — длинный язычок бескильницы; Е — короткий язычок мятлика болотного; Г — щетинки вместо язычка у щетинника.

Обозначения: вл — влагалища, пл — листовые пластинки, ст — стебель, уз — узлы, щ — щетинки, яз — язычки

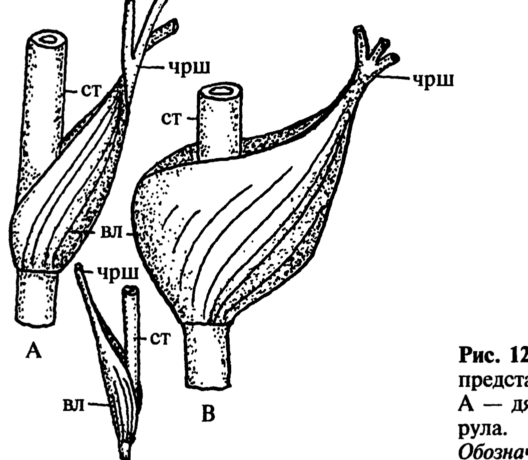


Рис. 121. Черешковые влагалища у представителей семейства зонтичных: А — дягиль; Б — гирчовник; В — ферула.

Обозначения: вл — влагалища, ст — стебли, чрш — черешки

бегонии они рано опадают. Иногда прилистники отмирают, но остаются на растении.

Крупные свободные прилистники характерны для гороха, нута (рис. 122 Б), фиалки, мелкие — для фасоли, акации; у подмаренника и ясменника по внешнему виду они сходны с обычными листьями, иногда немного мельче их (рис. 122 Г). Прилистники могут срастаться с черешком, как у шиповника (рис. 122 В), или между собой, образуя вокруг стебля муфту, называемую *раструбом* (рис. 123), он характерен для семейства гречишных.

Черешок развивается у большинства цветковых, некоторых голосеменных растений (саговник, гинкго) и папоротников. Он укрепляет листовую пластинку на стебле, в большой степени определяет ее ориентацию, так как может менять свое положение, осуществляет передвижение веществ. Черешок может значительно превышать длину листовой пластинки, как у настурции, или бывает очень коротким, как у вяза. У некоторых растений черешки прижаты к стеблю, чаще они отходят от него под разными углами, иногда они петлевидно изогнуты, как у черного перца, или обвиваются вокруг какой-либо опоры, как у настурции.

У плюща, конского каштана, черешки цилиндрические, чаще на верхней стороне они уплощены или вогнуты, образуя желобки. У померанца черешки сплюснуты в плоскости пластинки, у осины, называемой тополем дрожащим, они сжаты с боков. Этим достигается колебание листовых пластинок даже при незначительном движении воздуха. Разные варианты поперечных сечений черешков и расположение в них проводящих пучков показаны на рис. 124.

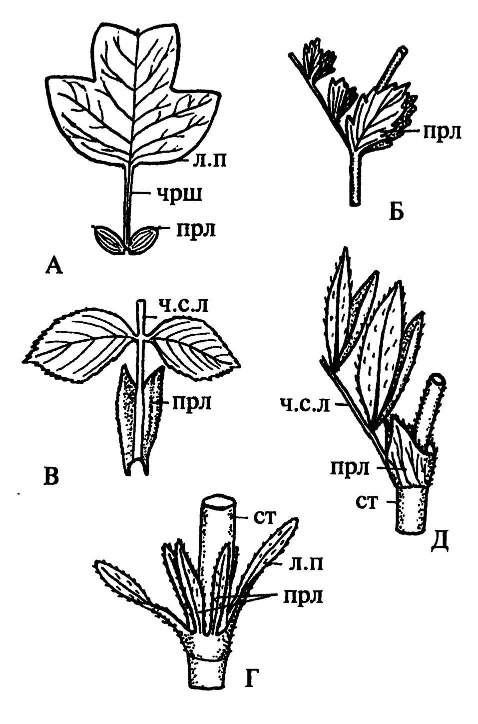


Рис. 122. Листья с прилистниками: А — свободные прилистники тюльпанного дерева; Б — свободные прилистники нута; В — прилистники розы, сросшиеся с черешком; Г — прилистники подмаренника; Д — частично сросшиеся прилистники остролодочника.
Обозначения: л.п — листовые пластинки, прл — прилистники, ст — стебель, чрш — черешок, ч.с.л — часть сложного листа

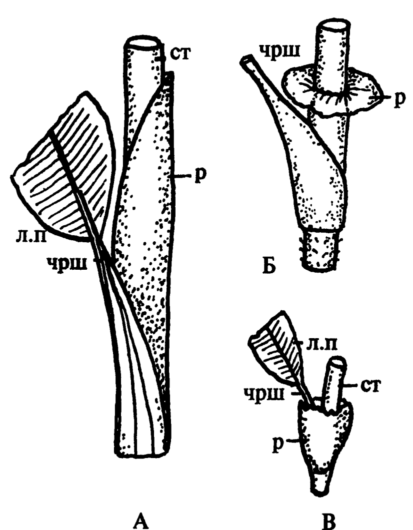


Рис. 123. Листья с раструбами: А — горец змеиный; Б — горец восточный; В — горец птичий.
Обозначения: л.п — листовая пластинка, р — раструб, ст — стебель, чрш — черешок

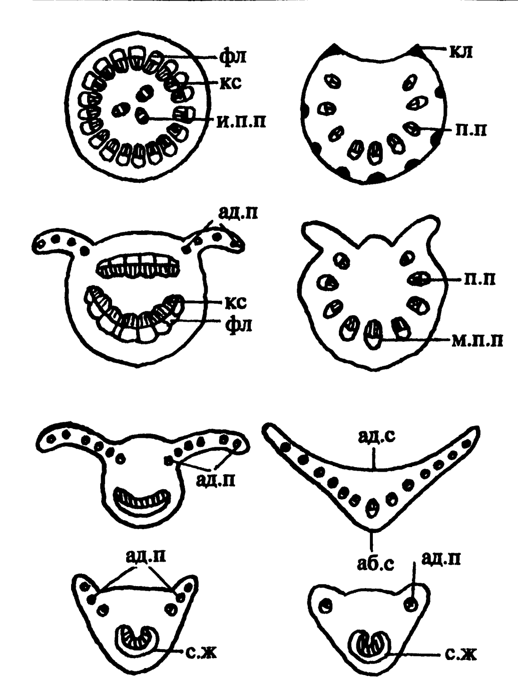


Рис. 124. Схемы строения черешков разных растений на поперечных срезах.
Обозначения: аб.с — абаксиальная сторона, ад.п — адаксиальные пучки, ад.с — адаксиальная сторона, и.п.п — инвертированные проводящие пучки, кл — колленхима, кс — ксилема, м.п.п — медианный проводящий пучок, п.п — проводящие пучки, с.ж — средняя жилка, фл — флоэма

У водного гиацинта основания черешков шаровидно вздуты, у водяного ореха они утолщены в верхней части (см. рис. 200). Эти утолщения заполнены аэренхимой и играют роль поплавков, удерживающих листовые пластинки на поверхности воды.

Пластинка — самая важная часть листа, так как именно в ней осуществляются наиболее активно функции фотосинтеза, транспирации и дыхания.

У большинства растений листовые пластинки тонкие зеленые, мягкие. Плотные, жесткие как у падуба, самшита пластинки называют кожистыми, сухие, полупрозрачные, как у эфедры, казуарины — пленчатыми. Сочные, мясистые листовые пластинки характерны для агавы, молодила, эхеверии.

Зеленый цвет листовой пластинки обусловлен пигментом — хлорофиллом. Иногда он замаскирован другими пигментами, например, антоцианом, растворенном в клеточном соке. Так, у клена усеченного и барбариса Зибольда светло-зеленые на ранней стадии развития листья по мере распускания становятся пурпурно-красными. У синеголовника из семейства зонтичных листья голубоватые. У некоторых бегоний верхняя сторона листовых пластинок зеленая, а нижняя — красная или темно-фиолетовая. Нередко встречаются пестрые и пятнистые листовые пластинки. Серебристо-белые пятна на листовых пластинках представляют собой участки, клетки

которых либо содержат вместо хлоропластов бесцветные пластиды — лейкопласты, либо в этих местах много межклетников, заполненных воздухом, рассеивающим солнечные лучи.

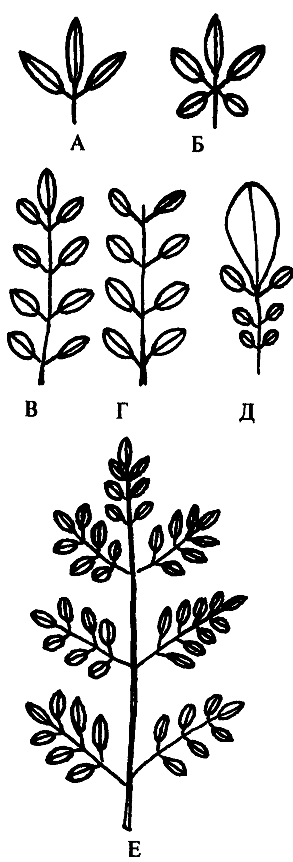


Рис. 125. Типы сложных листьев.
Обозначения: А — тройчато–сложный; Б — пальчато–сложный; В – непарноперисто–сложный; Г — парноперисто–сложный; Д — лировидно–перистосложный; Е — дваперисто–сложный

Листовые пластинки могут быть голыми, покрытыми восковым налетом, либо в той или иной степени опушенными. Густое опушение из мертвых светлых волосков и восковой налет играют роль экрана, отражающего солнечные лучи. Это препятствует нагреванию листа, а следовательно, и излишнему испарению.

В *сложных* листьях пластинок несколько или много. Каждая из них обычно имеет собственный черешочек, отходящий от общего черешка — рахиса. Отдельную пластинку сложного листа называют листочком. В зависимости от числа листочков и их расположения на общем черешке различают листья тройчато-сложные, пальчатосложные, в которых листочки расположены веером, и перистосложные, в которых листочки расположены вдоль рахиса в 2 ряда, один напротив другого. Число листочков может быть парным и непарным. Для некоторых растений характерны дважды и даже многократно-сложные листья (рис. 125).

Листовые пластинки внешне очень разнообразны. При их описании обращают внимание на 2 признака: соотношение длины и ширины и расположение наиболее широкой части посередине листовой пластинки либо выше или ниже ее (рис. 126). В ряде случаев листья описывают по сходству с очертаниями каких-либо предметов, например, игольчатые, тесьмовидные, мечевидные, сердцевидные, лировидные, щитовидные, чешуевидные и другие (рис. 127).

Морфологическое разнообразие листовых пластинок связано также с особенностями строения их основания, верхушек и краев (рис. 128).

Как видно из рис. 129, край листовой пластинки может иметь неглубокие вырезы разных очертаний. Более глубокие вырезы, доходящие до 1/4, 1/2 половины пластинки листа или до средней жилки, свойственны расчлененным листьям. Если глубина вырезов меньше половины полупластинки, лист называют *лопастным*, если она примерно равна половине

Наибольшая ширина находится

		ближе к основанию листа	по середине листа	ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало		широкояйцевидный	округлый	обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину	в 1,5–2 раза	яйцевидный	овальный	обратно-яйцевидный
	в 3–4 раза	ланцетный	продолговатый	обратно-ланцетный
	более чем в 5 раз		линейный	

Рис. 126. Типы листовых пластинок по соотношению длины и ширины и расположению наиболее широкой части

полупластинки, — *раздельным*, если вырезы доходят до средней жилки, — *рассеченным*. Соответственно и сами части пластинки листа между вырезами называют *лопастями*, *долями* или *сегментами*. В зависимости от их числа и расположения листья могут быть тройчатыми, пальчатыми и перистыми. Иногда выросты различаются по размерам и очертаниям. Так могут быть лировидные листья с крупной конечной лопастью или долей, прерывисто-перистые, в которых крупные доли или сегменты чередуются с более мелкими, струговидные с треугольными очертаниями выростов (рис. 129, 4–7) и др. При сложных типах расчленения описание листовых пластинок затруднительно.

16 Зак. 53

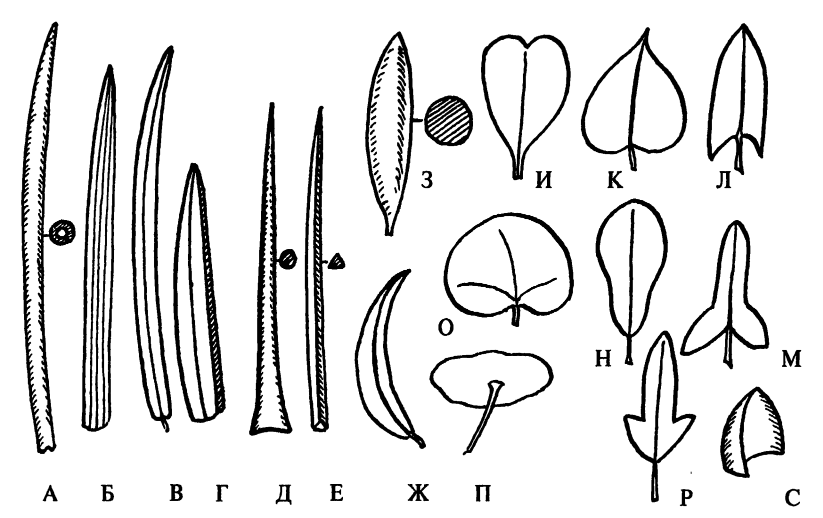


Рис. 127. Разнообразие листовых пластинок: А — дудчатый; Б — линейный; В — саблевидный; Г — мечевидный; Д — шиловидный; Е — игловидный; Ж — серповидный; З — вальковатый; И — сердцевидный; К — обратно-сердцевидный; Л, М — стреловидные; Н — гитаровидный; О — почковидный; П — щитовидный; Р — копьевидный; С — чешуевидный

Если листовая пластинка соединена со стеблем с помощью черешка, лист называют *черешковым*, если черешка нет и пластинка соединена со стеблем основанием — *сидячим*. Если края основания пластинки полностью охватывают стебель в области узла, лист называют *стеблеобъемлющим*, если они окружают стебель лишь наполовину — *полустеблеобъемлющим*. Если в стеблеобъемлющем листе края основания пластинки срастаются между собой, возникает *пронзенный* лист. Если основание пластинки, срастаясь со стеблем, образует на нем продольную кайму, лист называют *низбегающим*, а стебель — крылатым (рис. 130).

Листья древесных растений нередко различаются размерами пластинок и черешков, что характерно для *листовой мозаики*, благодаря которой достигается более или менее равномерное освещение листьев, находящихся в одной плоскости. Так, у клена и конского каштана (рис. 131 А) между длинночерешковыми листьями с крупными пластинками располагаются более мелкие, короткочерешковые листья. В листовой мозаике вяза листья различаются лишь размерами пластинок, черешки у них очень короткие.

Разновидностью листовой мозаики можно считать *анизофиллию* (от греч. anisos — неравный и phyllon — лист), встречающуюся, в частности, у видов селагинеллы, или плаунка. Ее плагиотропные, то есть горизонтально ориентированные побеги, имеют 4 ряда листьев: 2 ряда крупных, расположенных

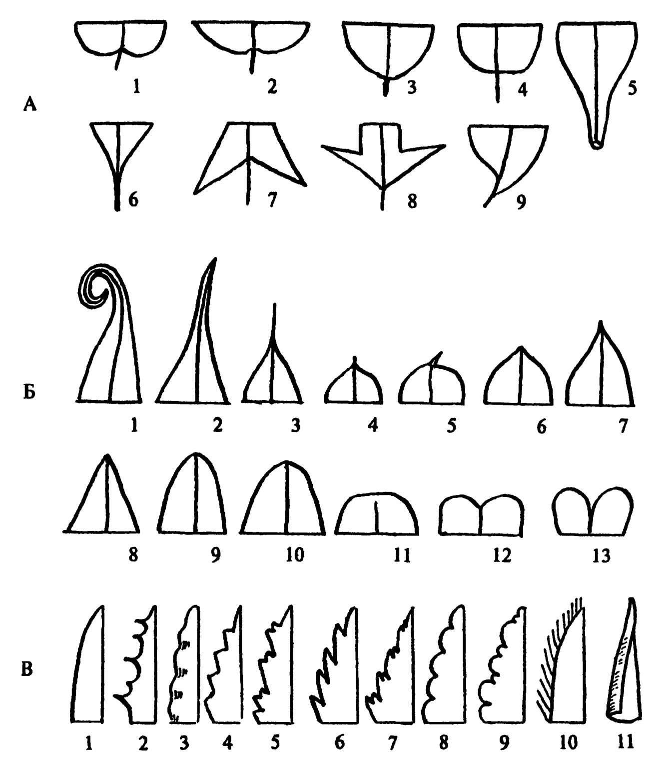


Рис. 128. Особенности оснований (А), верхушек (Б) и краев (В) листовых пластинок: А (1–9) — сердцевидное, выемчатое, округлое, усеченное, оттянутое, клиновидное, стреловидное, копьевидное, неравностороннее; Б (1–13) — усиковидная, удлиненно-остроконечная, остистая, остроконечная, крючковатая, заостренная (6–7), острая, притупленная, округлая, усеченная, выемчатая, двулопастная; В (1–11) — цельный, выемчатый, волнистый, зубчатый, двоякозубчатый, пильчатый, двоякопильчатый, городчатый, двоякогородчатый, реснитчатый, завернутый

по краям уплощенного стебля, и 2 ряда мелких, смещенных на верхнюю сторону (рис. 131 Б).

В пределах одного и того же побега листья имеют неодинаковое строение, составляя три ярусные формации. Листья, находящиеся в основании побега, называют *низовыми*, приуроченные к средней его части, наиболее активно участвующие в фотосинтезе — *срединными*, а расположенные на его верхушке, в области соцветий — *верховыми*. При описании листьев наибольшее внимание уделяют срединным.

Низовые листья могут быть пленчатыми, как у ландыша, или чешуйчатыми. Такие листья характерны для корневищ, луковиц. К низовым листьям относят семядоли и почечные чешуи, опадающие по мере развития

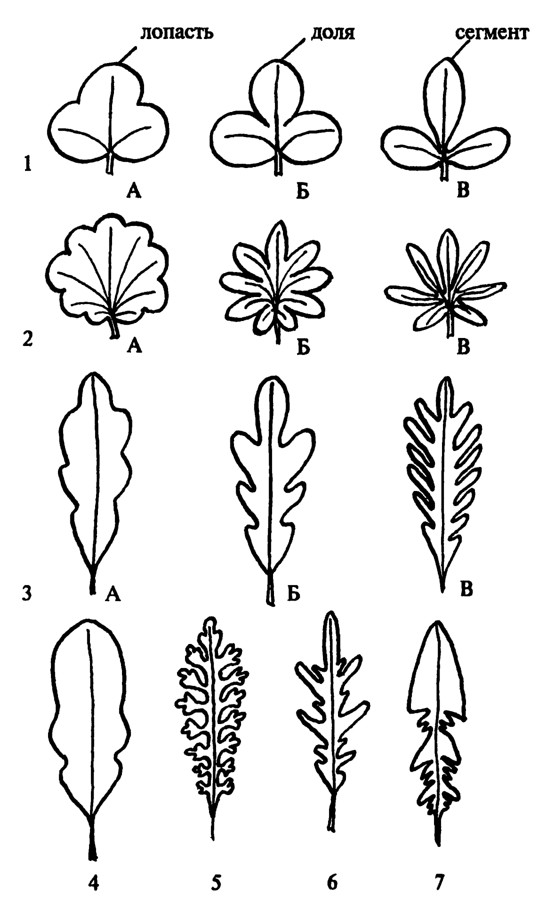


Рис. 129. Расчлененные листовые пластинки: ряд 1 (А–В) — тройчато-лопастной, тройчато-раздельный, тройчато-рассеченный; ряд 2 (А–В) — пальчато-лопастной, пальчато-раздельный, пальчато-рассеченный; ряд 3 (А–В) — перисто-лопастной, перисто-раздельный, перисто-рассеченный; 4 — лировидный, 5 — дваждыперисторассеченный, 6 — прерывчато-перисторассеченный, 7 — струговидный

почки. Переход от почечных чешуй к срединным листьям у смородины демонстрирует рис. 132. У многих растений смена низовых листьев срединными происходит в пределах каждого годичного побега. У печеночницы ежегодный прирост побега начинается с образования чешуевидных низовых листьев, в пазухе которых образуются цветки. Позднее развиваются длинночерешковые трехлопастные листья (рис. 133).

Верховые листья — это кроющие листья цветков и соцветий. Они могут быть мелкими, пленчатыми, зелеными или бурыми. Различия между

низовыми, срединными и верховыми листьями у морозника показаны на рис. 134. Иногда верховые листья имеют крупные размеры и яркую окраску. У белокрыльника кроющий лист соцветия ярко-белый, у некоторых видов антуриумов из того же семейства ароидных он пурпуровый, у представителей тропического семейства бромелиевых листья, находящиеся в основании соцветия, розовые или красные. У марьянника дубравного, обычно называемого Иван-да-Марьей, верховые листья фиолетовые. Яркая окраска верховых листьев привлекает опылителей.

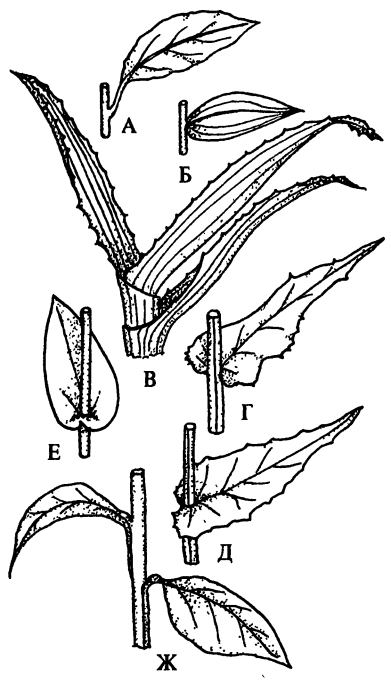


Рис. 130. Соединение листьев со стеблем: А — лист черешковый; Б — сидячий; В — влагалищный; Г — полустеблеобъемлющий; Д — стеблеобъемлющий; Е — пронзенный; Ж — низбегающий

Срединные листья не всегда одинаковы. При *гетерофиллии* (от греч. heteros — разный и phyllon — лист), или разнолистности, различия между ними очень резкие. Так, у водного растения стрелолиста нижние из срединных листьев, развивающиеся под водой, тесьмовидные, выше находятся длинночерешковые листья с плавающими овальными пластинками, еще выше — также длинночерешковые листья со стреловидными пластинками, выступающими над водой (рис. 135 Б). У кашубского лютика самые нижние, прикорневые листья — длинночерешковые, с округло-почковидными крупными пластинками, листья, расположенные в средней части побега, — рассеченные. Хорошо выражена гетерофиллия у водных лютиков (рис. 135 А). У колокольчика круглолистного первые срединные листья округлые, выше расположенные листья с узкими пластинками.

Гетерофиллия свойственна не только цветковым растениям. У эпифитных видов папоротников из рода платицериум образуются 2 типа срединных листьев (рис. 135 В). Сначала развиваются крупные цельные листья, прижатые нижней частью к стволу дерева. Между стволом и отстоящей от него верхней частью листа имеется ниша, в которой накапливается гумус, в него врастают придаточные корни папоротника. У некоторых видов в этих нишах может быть до 100 кг гумуса. Позднее, у более взрослых растений развиваются крупные, дихотомически разветвленные спороносные листья.

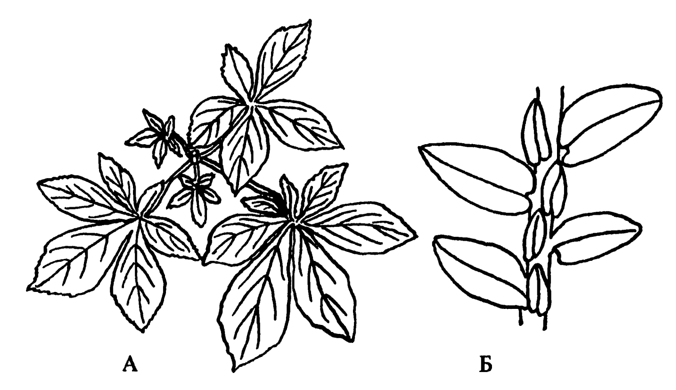


Рис. 131. Листовая мозаика у конского каштана (А) и анизофиллия (Б) у селагинеллы

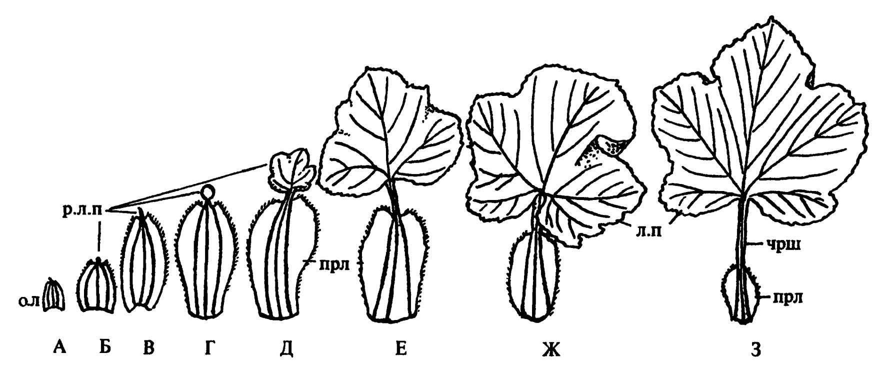


Рис. 132. Переход от почечных чешуй к настоящим листьям у смородины: А–Г — почечные чешуи (низовые листья); Д–Е — переход от почечных чешуй к настоящим листьям; Ж–З — настоящие (срединные) листья.
Обозначения: л.п — листовые пластинки, о.л — основание листа, прл — прилистники, р.л.п — рудименты листовых пластинок, чрш — черешок

Таким образом, гетерофиллия связана либо с разными условиями, в которых развиваются разные по возрасту листья, либо с выполнением ими разных функций.

Форма и размеры листовых пластинок могут быть разными даже у одной особи. Так, сильно варьируют по степени расчлененности листья бодяка разнолистного из семейства сложноцветных, некоторых видов лютика. По строению листьев могут различаться разновидности, но часто вариации в их строении связаны с условиями произрастания.

Многообразие форм листьев, как и других органов, возникает вследствие так называемого дифференцированного роста, то есть неравного роста

листовых зачатков в разных направлениях, проявляющегося прежде всего в различии между темпами роста их частей. Дифференцированный рост составляет основу алломорфоза, под которым понимают преобразование организма или его органов, связанные с изменениями внешней среды. При этом одни признаки заменяются другими, но более или менее равноценными. Это не сопровождается, однако, заметными изменениями общей структуры организма.

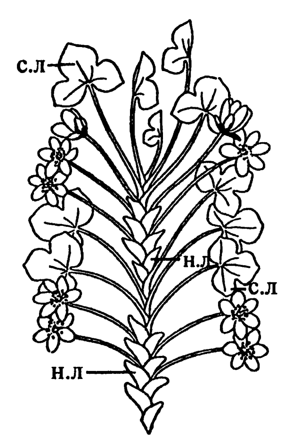


Рис. 133. Низовые (н.л) и срединные (с.л) листья пролески.
Обозначения: н.л — низовые листья, с — срединные листья

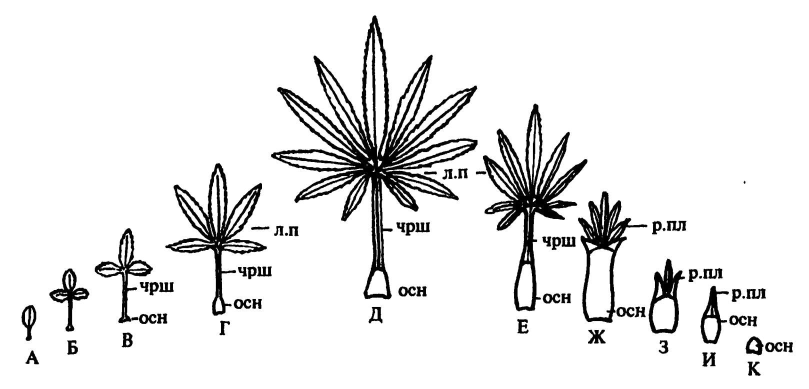


Рис. 134. Ярусные категории листьев у морозника: А — семядоля (низовой лист); Б–Д — срединные ассимилирующие листья; Е — лист переходный от срединного к верховым; Ж–К — верховые листья с редуцированными пластинками и разросшимися основаниями.
Обозначения: л.п — листовые пластинки, осн — основания листьев, р.пл — редуцированные пластинки листьев, чрш — черешки

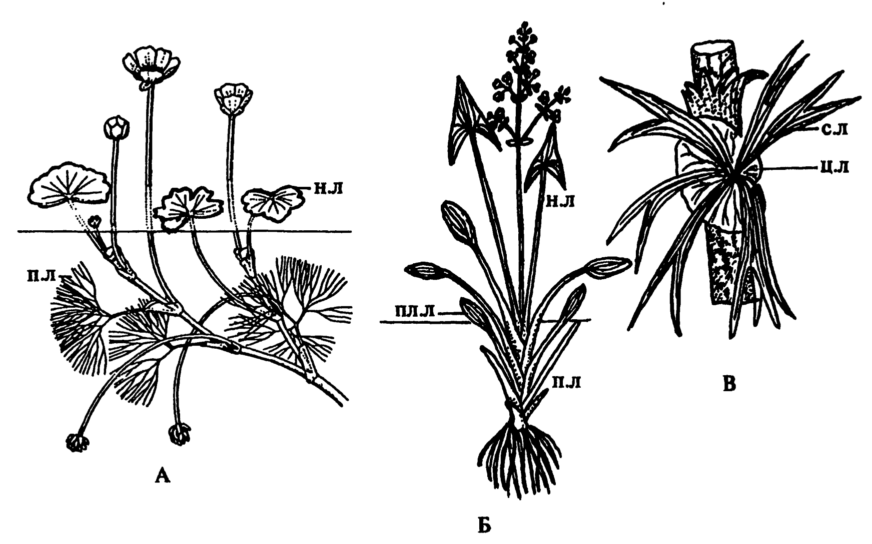


Рис. 135. Гетерофиллия: А — водяной лютик; Б — стрелолист; В — папоротник «олений рог»
Обозначения: н.л — надводные листья, п.л — подводные листья, пл.л — плавающие листья, с.л — спороносные фотосинтезирующие листья, ц.л — цельный лист

2. Развитие листа

Листья закладываются на конусе нарастания побега *экзогенно*, в виде выступающих на его поверхности бугорков (см. рис. 59, 60). В заложении листовых зачатков участвуют разные слои клеток. Чаще всего их образование связано с деятельностью фланговой зоны конуса нарастания и мантии, или туники. У пшеницы, имеющей однослойную тунику, в заложении листовых зачатков участвуют 2 наружных слоя конуса нарастания, у барвинка малого с трехслойной туникой — самый внутренний ее слой, у норичника шишковатого с однослойной туникой — корпус, точнее, его фланговая зона.

Во всех случаях развитие листового зачатка начинается с периклинальных делений небольшой группы клеток, приводящих к увеличению числа их слоев и появлению на поверхности субапикальной зоны верхушки побега небольшого бугорка. Клетки самого поверхностного слоя, впоследствии образующие протодерму, по мере увеличения размеров бугорка растягиваются, а затем делятся антиклинально. Таким образом, листовой зачаток, какие бы размеры он ни имел, всегда окружен будущей покровной тканью.

Листовой зачаток, еще не имеющий признаков дифференциации, называют *примордием*. Позднее в нем удается выделить 2 части: базальную (нижнюю) и апикальную (верхнюю). Из базальной развивается основание

будущего листа, которое у некоторых растений, как уже было сказано, превращается во влагалище, у других — на нем закладываются прилистники (рис. 136), развитие которых опережает развитие листовой пластинки.

Рост апикальной части, приводящий к формированию будущей пластинки листа, неодинаков на разных стадиях ее развития. Сначала она удлиняется путем апикального, или верхушечного роста, осуществляемого делением одной или небольшой группы инициальных клеток, находящихся на ее верхушке. У папоротников инициальная клетка обычно имеет форму трехгранной пирамиды и делится параллельно плоским сторонам, как и в конусе нарастания побега (рис. 137). У двудольных растений инициальная клетка часто занимает субапикальное положение, так как она находится под поверхностным слоем. Рост листового зачатка обусловлен сочетанием периклинальных и антиклинальных делений инициальной клетки, ритмичность которых неодинакова у разных растений (рис. 138 А). Строгая ритмичность делений при апикальном росте листового зачатка встречается не у всех растений, кроме того, могут быть и другие варианты поведения инициальной клетки. У злаков, в частности, у ржи, на верхушке листового примордия находится группа инициальных клеток (рис. 138 А, З).

Апикальный рост продолжается до достижения листовым зачатком определенной длины, чаще всего — 0,8–3 мм, у дудника из семейства зонтичных — до 1,5 см. Удлинение листового зачатка, как правило, сопровождается его искривлением вследствие неравномерного разрастания его нижней (абаксиальной) и верхней (адаксиальной) сторон (см. рис. 60). Особенно сильное искривление, приводящее к улиткообразному закручиванию, харак-

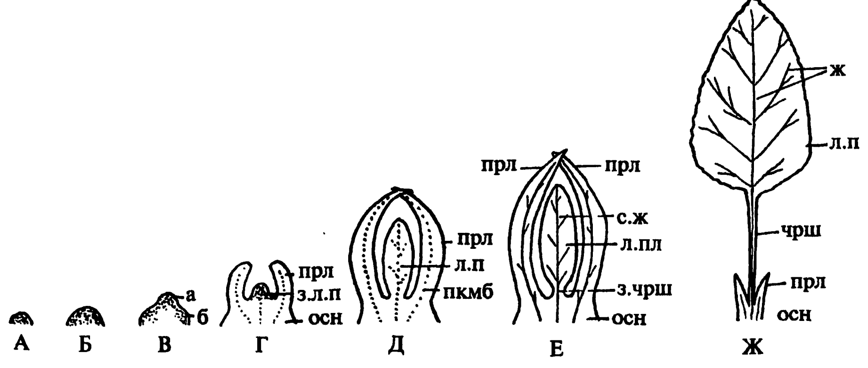


Рис. 136. Схема развития листа двудольного растения: А–Е — стадии внутрипочечного развития листа; Ж — сформированный лист.

Обозначения: а — апикальная и б — базальная части листового зачатка, ж — жилки листовой пластинки (л.п), з.л.п — зачаток листовой пластинки, з.чрш — зачаток черешка, осн — основание листа, пкмб — прокамбий, прл — прилистники, с.ж — средняя жилка, чрш — черешок

15 Зак. 53

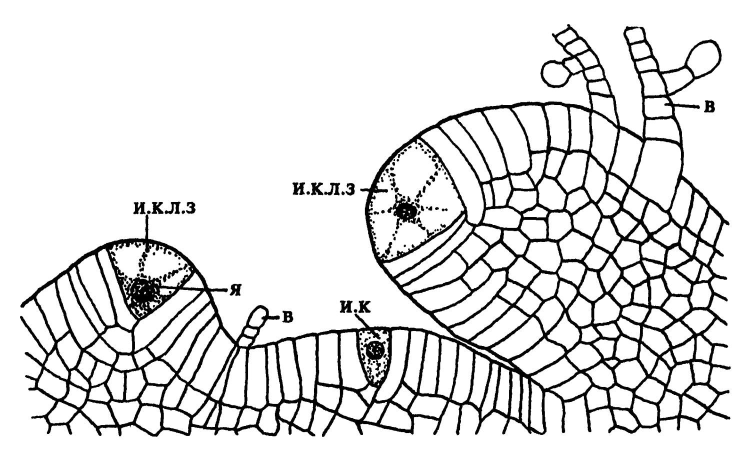


Рис. 137. Конус нарастания побега и зачатки листьев у мужского папоротника.
Обозначения: в — волоски, и.к — инициальная клетка конуса нарастания, и.к.л.з — инициальные клетки листовых зачатков, я — ядро

терно для развивающихся листьев папоротников, характеризующихся весьма продолжительным апикальным ростом. После его окончания начинается вставочный, или *интеркалярный рост* листового зачатка, сосредоточенный в основании будущей пластинки (рис. 138 Б). Протяженность зоны интеркалярного роста варьирует у разных растений. У хвойных с игольчатыми листьями она сведена всего к нескольким клеткам. Интеркалярный рост продолжительнее апикального, особенно у однодольных растений.

Оба типа роста — и апикальный, и интеркалярный — приводят к значительному удлинению листового зачатка и образованию его осевой части — области средней жилки будущей листовой пластинки. Развитию самой пластинки предшествует образование так называемой *краевой*, или *маргинальной*, меристемы, которая располагается в виде двух симметричных валиков вдоль осевой части листового зачатка, имеющей вид колонки (рис. 139). При равномерном делении клеток маргинальной меристемы возникают цельные листовые пластинки; если зоны с активными делениями клеток чередуются с зонами, в которых клетки делятся редко, — образуются либо расчлененные листья, либо, если локальное ослабление делений происходит уже после формирования более или менее широкой пластинки — возникают зубчатые, пильчатые или иные типы ее края. У некоторых растений, например, у липы, развитие маргинальной меристемы идет параллельно с удлинением и расширением осевой части листа.

Образование сложного листа связано с появлением на оси листового зачатка бугорков 2-го порядка, также растущих путем апикального и интеркалярного роста. В их основании прилистников не бывает. Вдоль этих

бугорков закладывается маргинальная меристема и развиваются пластинки листочков.

У однолетних растений все эти формообразовательные процессы осуществляются в течение одного вегетационного периода. У многолетних, в том

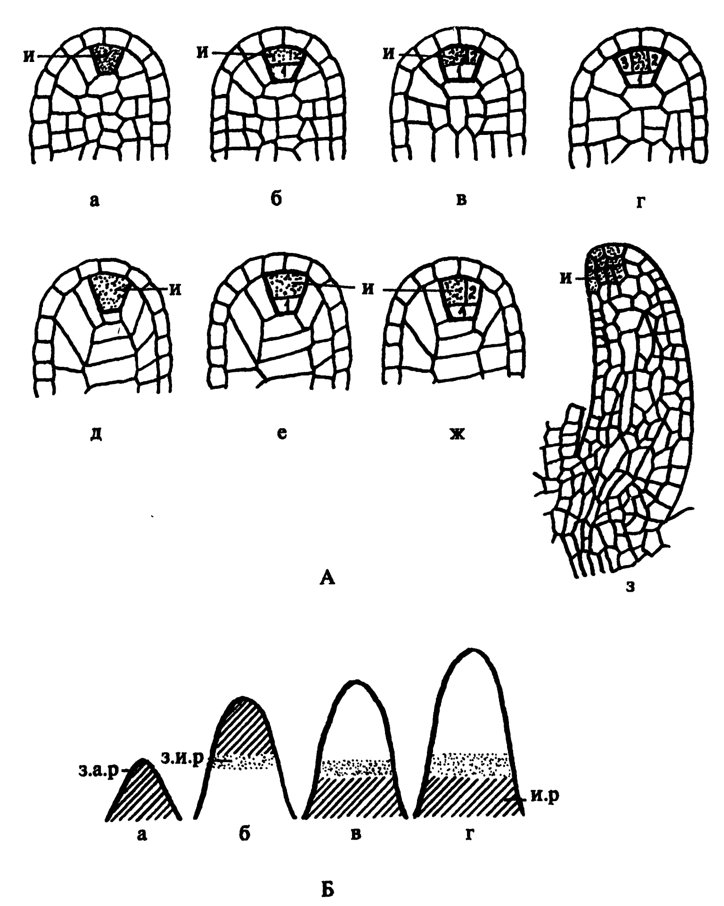


Рис. 138. Апикальный и интеркалярный рост листового зачатка: А — 2 типа делений субапикальных инициальных клеток, осуществляющих апикальный рост листового зачатка двудольных растений; Б — зоны апикального и интеркалярного роста на разных стадиях развития листового зачатка: а-г — инициальная клетка делится периклинально и два раза — антиклинально, образуя 3 клетки; д-ж — инициальная клетка делится периклинально и один раз антиклинально; з — несколько инициальных клеток в листовом зачатке пшеницы.

Обозначения: з.а.р — зона апикального роста, з.и.р — зона перехода к интеркалярному росту, и — инициальные клетки, и.р — зона интеркалярного роста

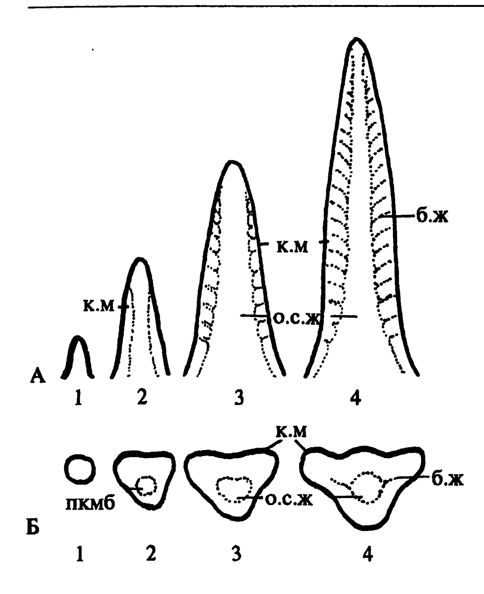


Рис. 139. Последовательные стадии развития листового зачатка на поперечном (Б) и продольном (А) срезах. *Обозначения*: б.ж — боковые жилки, к.м — краевая меристема, о.с.ж — область средней жилки, пкмб — прокамбий

числе, у древесных растений листья, распускающиеся весной, проходят стадии закрытого (внутрипочечного) и открытого (внепочечного) развития.

Строение вегетативных почек, особенности почкосложения и листосложения были рассмотрены в главе, посвященной морфологии побега (гл. 6, разд. 2).

Складчатость листовой пластинки в почке имеет особенно большое значение при формировании крупных листьев пальм. Многочисленные складки образуются путем впячиваний (инвагинаций) частей листовой пластинки, находящихся на ее верхней и нижней сторонах. При этом возникают чередующиеся между собой гребни и неглубокие бороздки. Под каждым гребнем вскоре появляются тонкие разрывы, которые, постепенно увеличиваясь, доходят до бороздок, углубляя их, но полностью не расщепляя гребни. При увеличении размеров пластинки и возникают складки, чередующиеся на верхней и нижней сторонах листа (рис. 140 А–В). Развертывание листьев по мере распускания почки сопровождается разрывами их пластинок, происходящими вдоль складок, и образованием «листочков», которые сначала объединены с помощью особой каймы, или краевой полосы, представляющей собой наружную часть пластинки (рис. 140 Д). После ее опадения «листочки» становятся свободными. Перистые листья пальм возникают при наличии длинных рахисов (рис. 140 Д), пальчатые — коротких (рис. 140 Г). Таким образом, листья пальм закладываются как простые, приобретая вид сложных листьев лишь в процессе их развертывания.

Весной, после опадения почечных чешуй у растений, произрастающих в регионах с сезонным климатом, начинается период внепочечного развития

листьев: их листовые пластинки расправляются, увеличиваются, между ними и основаниями листьев интеркалярно вырастает черешок (рис. 136 Е, Ж).

Размеры листьев увеличиваются не только вследствие растяжения, но и в результате деления клеток. Исследованиями И. Г. Серебрякова показано, что у черемухи поверхность наружной стенки каждой эпидермальной клетки при внепочечном развитии увеличивается вдвое, а поверхность всей пластинки — в 1 050 раз. Это возможно только в том случае, если общее число эпидермальных клеток возрастет в 525 раз. То есть каждая клетка должна поделиться антиклинально раз 8–9. У липы поверхность эпидермальной клетки увеличивается в 20 раз, их деления происходят значительно реже, чем у черемухи. Делятся не только клетки поверхностного слоя. Антиклинальные и периклинальные деления осуществляются и во внутренних слоях клеток. Увеличение числа периклинальных делений приводит к росту пластинки в толщину. Так, у той же черемухи пластинка, находящаяся в почке, состоит из 6 слоев клеток, а в развившихся листьях — их 8–9.

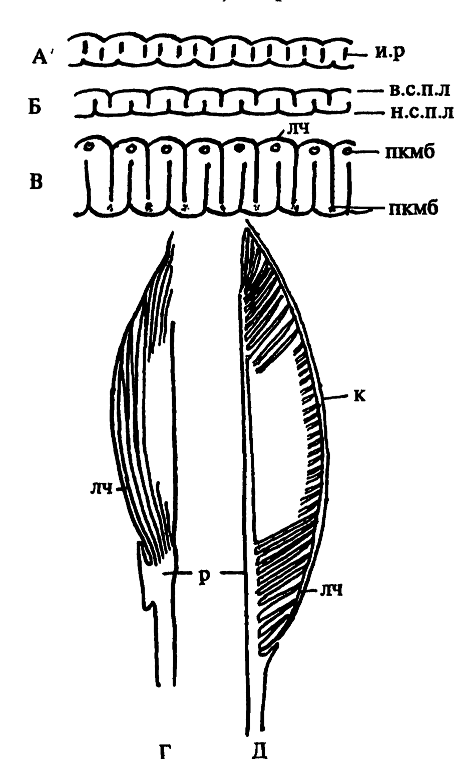


Рис. 140. Развитие листьев пальм: А, Б — ранние стадии развития; В — обособление листочков; Г — веерный лист в продольном разрезе; Д — перистый лист в продольном разрезе (средние листочки не изображены)
Обозначения: в.с.п.л — верхняя сторона пластинки листа, и.р — игловидные разрывы, к — кайма, лч — листочки, н.с.п.л — нижняя сторона пластинки листа, пкмб — прокамбиальные тяжи, р — рахисы

3. Листорасположение

Закономерности заложения листовых зачатков на конусе нарастания побега обусловливают и порядок расположения листьев на стебле. Так как в пазухах листьев находятся почки, из которых развиваются боковые побеги, то от характера листорасположения в большой степени зависит и внешний облик растения. Обычно листья более или менее равномерно распределены на стебле, но у некоторых растений они могут быть сближены, если их междоузлия очень короткие. В этих случаях возникают розетки листьев. Чаще всего встречаются прикорневые розетки (рис. 141 Д), как у манжетки, ястребинки, гравилата и других растений.

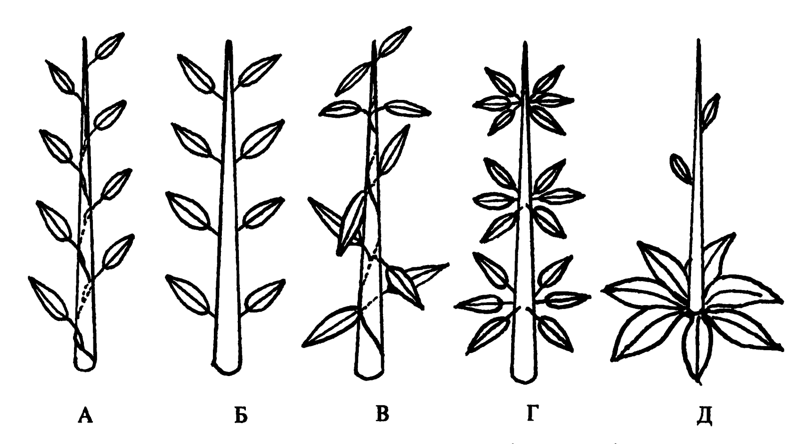


Рис. 141. Листорасположение: А — спиральное (очередное); Б — супротивное; В — накрест супротивное; Г — мутовчатое; Д — розеточное

Листорасположение характеризуют 2 главных признака: число листьев в каждом узле и выраженное в градусах смещение по окружности стебля листьев, находящихся в соседних узлах.

Если расположение листьев спроецировать на плоскость, ориентированную поперек стебля, то это смещение будет соответствовать углу между радиусами, проведенными от центра стебля до середины листьев. Этот угол называют углом расхождения, или *углом дивергенции.*

Различают 3 основных типа листорасположения, или *филлотаксиса* (от греч. phyllon — лист и taxis — порядок расположения): *супротивное*, *мутовчатое* и *очередное* (рис. 141).

Супротивное листорасположение характеризуется наличием в узле 2 листьев — одного напротив другого. Угол расхождения между ними составляет 180°, или 1/2 окружности стебля. При мутовчатом листорасположении

от узла отходят более 2 листьев, углы расхождения между ними будут равны 360°/n, где n — число листьев в мутовке. В мутовке из 3 листьев угол расхождения составляет 120°, или 1/3 окружности стебля.

Супротивные листья в соседних узлах могут располагаться строго один над другим, то есть двумя продольными рядами. Однако гораздо чаще листья каждого узла расположены между листьями соседних узлов. При таком накрест-супротивном расположении, характерном, например, для представителей семейства губоцветных, стебель будет иметь 4 ряда листьев, с углом расхождения 90°, или 1/4 окружности стебля. При наличии трехлистных мутовок, в которых листья одной мутовки располагаются между листьями соседних, угол расхождения составит 60°, или 1/6 окружности стебля. Такие листья будут располагаться на стебле 6 продольными рядами.

Наиболее распространено очередное, или спиральное листорасположение, при котором каждый узел имеет только один лист. В этом случае 2 листа соседних узлов никогда не бывают один над другим, то есть угол расхождения между ними не может быть равным 0°. Однако при таком листорасположении на стебле всегда имеется лист, расположенный строго над листом, с которого начат отсчет. Поэтому, как и при супротивном и мутовчатом листорасположениях, листья тоже будут составлять продольные ряды, или *ортостихи* (от греч. orthos — прямой и stychos — линия). Воображаемая линия, соединяющая основания листьев, имеет вид спирали, которую называют *основной*, или *генетической*. Она отражает порядок формирования листьев в почке. Листья, находящиеся на одном обороте этой спирали, не считая листа, расположенного на той же ортостихе, что и первый лист, составляют *листовой цикл*.

В наиболее простом варианте, когда угол расхождения между листьями равен 180°, от одного листа до другого спираль делает один оборот вокруг стебля и включает 2 листа (рис. 142 А). При угле расхождения, равном 120°, один оборот спирали имеет 3 листа (рис. 142 Б). На одной ортостихе могут находиться 1-й и 6-й (рис. 142 В), 1-й и 9-й листья и т. д. В первом случае спираль образует 2, во втором — 3 оборота вокруг стебля. Таким образом, между числом оборотов спирали и значениями листовых циклов существуют определенные отношения, которые можно выразить дробями, числители которых соответствуют числу оборотов спирали, а знаменатели — числу находящихся на них листьев (листовым циклам). Эти дроби составят следующий ряд:

1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, 13/34 и т. д.

Дроби определяет и часть окружности, которую спираль проходит от одного листа до другого:

180°, 120°, 144°, 135°, 136,8°, 137,8°, 137,3° и т. д.

Начиная с 2/5, каждая последующая дробь получается суммированием числителей и знаменателей двух предшествующих дробей. Такой ряд дробей

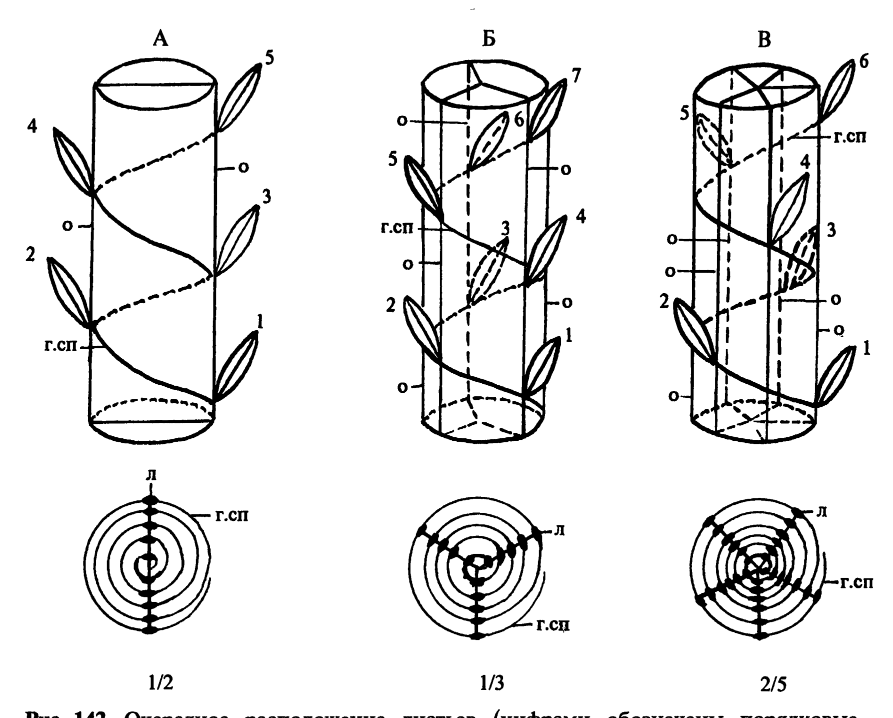


Рис. 142. Очередное расположение листьев (цифрами обозначены порядковые номера листьев): А — очередное двурядное листорасположение (угол расхождения 180°); Б — очередное трехрядное листорасположение (угол расхождения 120°); В — очередное пятирядное листорасположение (угол расхождения 144°).

Обозначения: г.сп — генетическая спираль, л — листья, о – ортостихи, 1/2, 1/3, 2/5 — значения филлотаксисов, соответствующих трем типам очередного листорасположения

называют *рядом Фибоначчи*. Чем выше значение дроби в этом ряду, тем ближе величина углов расхождения между листьями к углу, равному 137°30′28″, называемому *«идеальным» углом*, при котором ни один лист не мог бы размещаться строго над любым другим листом. В этом случае все листья распределялись бы равномерно по отношению к свету. Однако в природе такого идеального угла расхождения, как правило, не бывает.

Расположение зачатков листьев в почке несколько отличается от расположения листьев в сформировавшемся побеге. На поперечном срезе почки можно выявить 2 типа спиральных линий, идущих от периферии к центру по часовой или против часовой стрелки. Эти спирали называют *парастихами* (от греч. para — рядом и stychos — линия). Они пересекают одна другую примерно под углом 90°. Число парастих, идущих в разных направлениях,

более или менее постоянно для каждого вида растений. На рис. 143 видны 5 парастих, идущих по часовой стрелке и 8 — против часовой стрелки. Соотношения между парастихами, проходящими в разных направлениях, можно выразить следующим рядом дробей:

2/3, 3/5, 5/8, 8/13, 13/21 и т.д.

Каждая дробь, начиная с 3-й, получается, как и в ряду Фибоначчи, суммированием числителей и знаменателей двух предыдущих дробей, но в отличие от дробей, составляющих этот ряд, числитель каждой дроби равен знаменателю предыдущей дроби.

Листовые зачатки, находящиеся на внутреннем конце парастихи, всегда мельче, чем на наружном ее конце. Поэтому по относительным размерам листовых зачатков можно судить и о последовательности заложения листьев. Тщательное изучение углов расхождения между ними показало, что он близок к идеальному углу ряда Фибоначчи и обычно равен 137°5′.

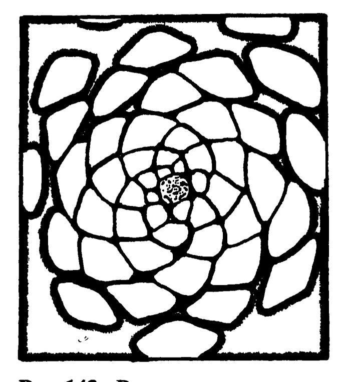


Рис. 143. Расположение листовых зачатков на поперечном срезе почки одного из видов сосны. По направлению от периферии к центру можно выявить 8 парастих, идущих против часовой стрелки и 5 парастих — по часовой стрелке

При развитии из почки побега вследствие неравномерного роста частей и значительного удлинения стебля парастихи распрямляются и практически исчезают, зато становятся заметными ортостихи, для образования которых требуется лишь небольшой изгиб.

Все сказанное свидетельствует о том, что закономерности листорасположения представляют собой важную морфогенетическую проблему, решение которой требует изучения органогенной роли апикальной меристемы конуса нарастания побега. Хотя существует много гипотез, пытающихся объяснить закономерности образования листовых зачатков в определенном месте и в определенное время биохимическими, механическими и математическими факторами, ни одна из них не дает убедительные ответы на все возникающие вопросы. Вероятно, апикальная меристема, ответственная за расположение листовых зачатков и определяющая в большой степени соотношение между листьями сформировавшегося побега, представляет собой весьма сложную саморегулирующуюся биологическую систему, находящуюся под генетическим контролем.

4. Анатомия листовой пластинки

Состав тканей, слагающих листовую пластинку, определяет выполняемые ею функции. Защиту внутренних тканей от действия внешних факторов,

газообмен и транспирацию осуществляет эпидерма, фотосинтез — хлорофиллоносная ткань — мезофилл, поступление в него воды и отток продуктов ассимиляции — проводящие пучки, распределение и взаимосвязь которых характеризует разные способы жилкования. В листовых пластинках встречаются вместилища выделений в виде одноклеточных идиобластов или многоклеточных образований, а также механические ткани, обеспечивающие поддержание пластинки в определенном положении и ее прочность по отношению к действию таких факторов, как порывы ветра, удары дождевых капель, града.

4.1. Эпидерма

В обычных ассимилирующих листьях покровная ткань представлена эпидермой, имеющей типичное для нее строение (см. гл. 5, п. 1). У многих растений на ней встречаются разнообразные волоски, которые развиваются очень рано, еще в процессе внутрипочечного развития листа. В завершивших рост листьях кроющие волоски обычно отмирают, составляя на их поверхности светлое опушение. Вместе с кутикулой и восковым налетом, покрывающим утолщенные наружные стенки эпидермальных клеток, опушение предохраняет внутренние ткани листовой пластинки от перегревания солнечными лучами, содействуя, таким образом, уменьшению транспирации.

У широких листовых пластинок основные клетки эпидермы обычно многоугольные с ровными, либо сильно извилистыми, особенно на нижней стороне пластинки, боковыми (антиклинальными) стенками. У линейных и продолговатых листьев эти клетки вытянуты по длине листовой пластинки.

Как правило, эпидерма однослойная, но у некоторых растений, например, у фикуса, в процессе развития листа ее клетки делятся параллельно поверхности (периклинально), и она становится трехслойной (рис. 144). Прозрачные клетки ее внутренних слоев запасают воду и задерживают тепловые лучи. Субэпидермальные, иногда довольно многочисленные слои водозапасающих клеток встречаются преимущественно у тропических растений, например, у ананаса, эпифитных бромелий, но определить их принадлежность к эпидерме можно только в процессе изучения развития листа. Если они возникают из клеток субэпидермальных слоев, то их совокупность называют *гиподермой*.

В эпидерме листовых пластинок значительно больше устьиц, чем в эпидерме молодого зеленого стебля. Они располагаются либо на одном уровне с основными клетками, либо приподняты над ними и находятся на небольших бугорках, либо немного погружены в ткань листовой пластинки. В узких листовых пластинках устьица составляют продольные ряды, в широких — они обычно распределены диффузно, но, как правило, более многочисленны в ее средней части.

Устьица находятся либо на обеих сторонах листовой пластинки, либо только на одной из ее сторон. В первом случае листовую пластинку называют

амфистоматической (от греч. amphi — с обеих сторон и stoma — рот, устье), во втором — *гипостоматической* (от греч. hypo — внизу), если устьица имеются только на нижней стороне, и *эпистоматической* (от греч. epi — над, сверху), если они встречаются только на верхней стороне листовой пластинки. Приуроченность устьиц к той или иной стороне листовой пластинки представляет собой один из устойчивых признаков некоторых растений, однако, в основании побега плауна однолетнего образуются эпистоматические листья, в средней части побега — амфистоматические и гипостоматические, а на верхушке побега большинство или даже все устьица находятся на верхней стороне листьев.

Плотность устьиц — их число на 1 мм^2 — варьирует в широких пределах, чаще всего от 40 до 300. У некоторых видов традесканции их всего 7 на 1 мм^2, а у лимона, паслена и других растений — свыше 600. На плотность устьиц даже у растений одного вида сильно влияют условия внешней среды, прежде всего влажность воздуха и интенсивность освещения.

Наряду с устьицами на листьях многих растений встречаются гидатоды, выделяющие капельно-жидкую воду (см. гл. 5, п. 6).

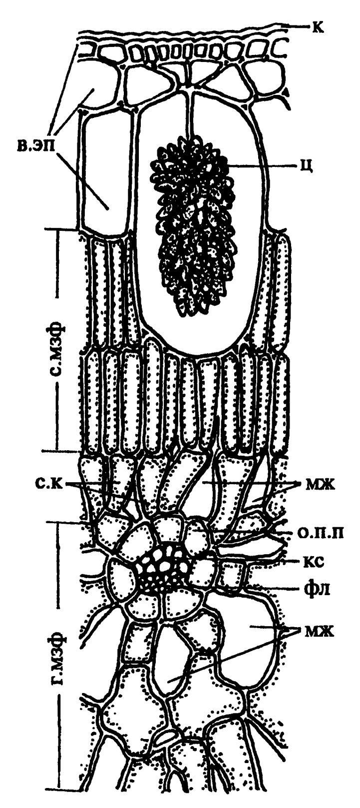


Рис. 144. Фрагмент листовой пластинки фикуса.
Обозначения: в.эп — трехслойная верхняя эпидерма, г.мзф — губчатый мезофилл, к — кутикула, кс — ксилема, мж — межклетники, о.п.п — обкладка проводящего пучка, с.к — собирательные клетки, с.мзф — столбчатый мезофилл, фл — флоэма, ц — цистолит

4.2. Мезофилл

Мезофилл по объему превосходит все другие ткани листовой пластинки. У папоротниковидных и многих покрытосеменных он однородный, состоящий из более или менее одинаковых паренхимных клеток, между которыми всегда есть межклетники (рис. 145 А). У двудольных строение мезофилла более разнообразно. У некоторых растений, например, у ветреницы, борца, бузины черной, субэпидермальный слой мезофилла состоит из клеток, внешние стенки которых образуют складки, вдающиеся в их полости. Такие клетки с односторонними складками, увеличивающими внутреннюю поверхность оболочек, называют *дланевидными* (рис. 145 Б). У большинства покрытосеменных мезофилл дифференцирован на *столбчатый*, или палисадный,

и *губчатый*, в котором много межклетников или воздухоносных полостей (рис. 145 В). Столбчатый мезофилл обычно состоит из 1–3 слоев клеток, губчатый превышает его по числу слоев и по общей толщине. Между столбчатым и губчатым мезофиллом может быть слой воронковидных или *собирательных клеток* (рис. 144). Их широкие наружные стенки обычно примыкают к нескольким палисадным клеткам, узкие, внутренние — контактируют с клетками губчатого мезофилла. Собирательные клетки участвуют в отведении продуктов фотосинтеза из столбчатого мезофилла в губчатый. Наличие столбчатого мезофилла характерно для листьев, развивающихся в хороших условиях освещения. В затененных листьях преобладает губчатый мезофилл. В связи с этим различают «световую» и «теневую» структуру листьев.

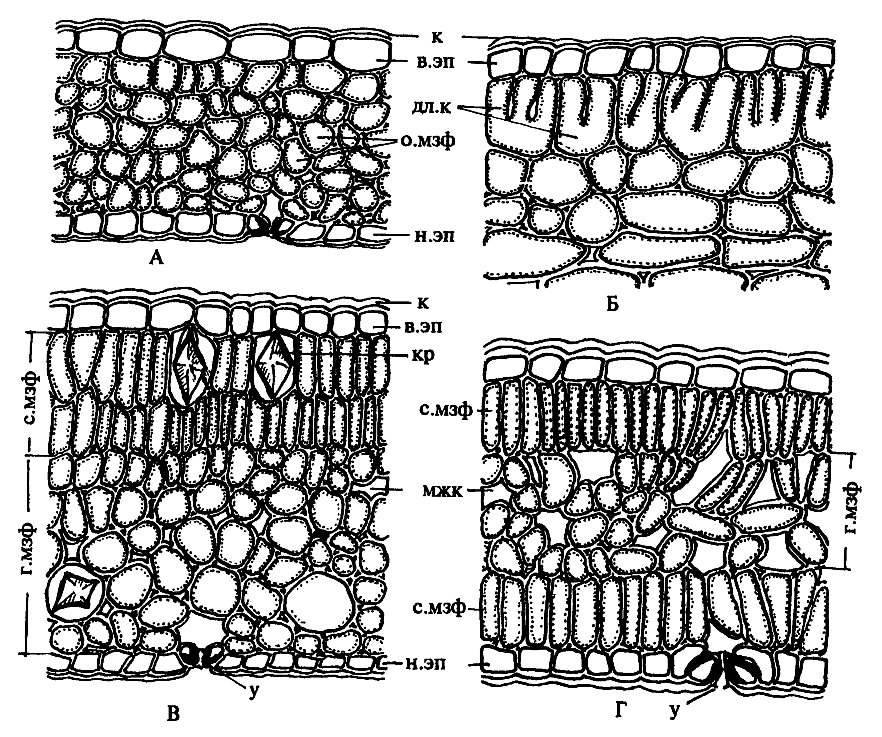


Рис. 145. Типы строения мезофилла у покрытосеменных растений: А — функия; Б — борец; В — лимон; Г — эвкалипт.

Обозначения: в.эп — верхняя эпидерма, г.мзф — губчатый мезофилл, дл.к — длaневидные клетки, к — кутикула, кр — кристалл оксалата кальция, мжк — межклетники, н.эп — нижняя эпидерма, о.мзф — однородный мезофилл, с.мзф — столбчатый мезофилл, у — устьице

Существуют 3 основных типа листовых пластинок по расположению в них столбчатого мезофилла (рис. 146).

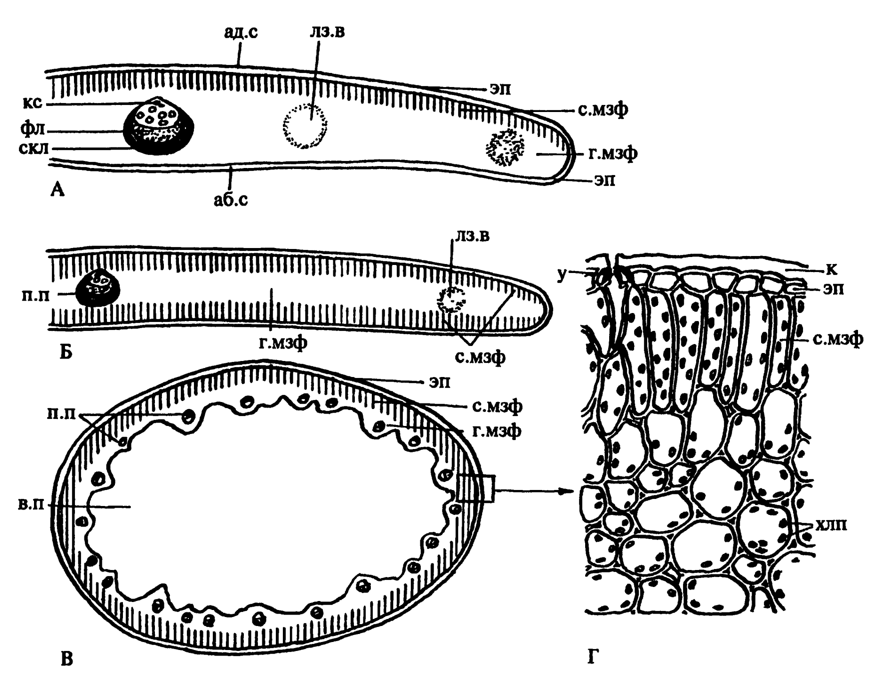


Рис. 146. Расположение столбчатого мезофилла на поперечных срезах листьев покрытосеменных растений: А — бифациальный лист лимона; Б — изолатеральный лист эвкалипта; В — унифациальный лист лука; Г — фрагмент поперечного среза листа лука.

Обозначения: аб.с — абаксиальная сторона листовой пластинки, ад.с — адаксиальная сторона, в.п — воздухоносная полость, г.мзф — губчатый мезофилл, к — кутикула, кс — ксилема, лз.в — лизигенное вместилище выделений, п.п — проводящие пучки, скл — склеренхима, с.мзф — столбчатый мезофилл, у — устьице, фл — флоэма, хлп — хлоропласты, эп — эпидерма

1. *Бифациальный* (от лат. bi — состоящий из 2 частей, и facies — поверхность, форма) тип характеризуется приуроченностью столбчатого мезофилла к верхней стороне листовой пластинки (рис. 146 А). Таковы листья многих двудольных растений.

2. *Изолатеральный* (от греч. isos — равный, одинаковый и лат. lateralis — боковой) тип отличается от предыдущего расположением столбчатого мезофилла на обеих сторонах листовой пластинки (рис. 146 Б). Это обычно для листьев, пластинки которых ориентированы не перпендикулярно, а более или менее параллельно солнечным лучам, чем достигается их двусторон-

нее освещение. Примером изолатеральных листьев могут служить листья эвкалипта (рис. 145 Г).

3. *Унифициальный*, или *радиальный*, тип листа представляет собой модификацию изолатерального типа. Он свойствен узким цилиндрическим или трубчатым листьям, развитие которых связано с редукцией их верхней (адаксиальной) поверхности, как у лука (рис. 147). Столбчатый мезофилл находится под эпидермой по всей окружности поперечного среза листа (рис. 146 В, Г).

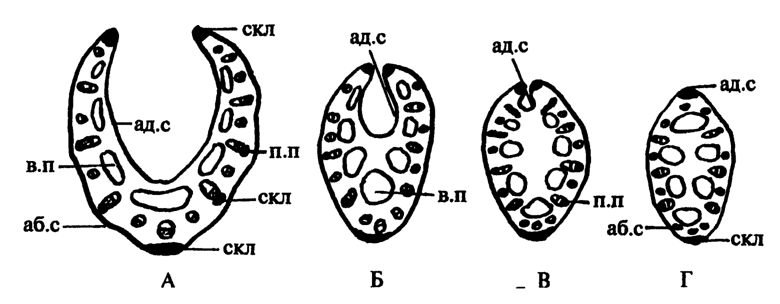


Рис. 147. Последовательные стадии (А–Г) развития унифациального листа одного из видов ириса вследствие редукции адаксиальной (верхней) стороны.

Обозначения: аб.с — абаксиальная и ад.с — адаксиальная стороны листа, в.п — воздухоносные полости, п.п — проводящие пучки, скл — склеренхима

Сторона листа, на которой развивается столбчатый мезофилл, более интенсивного зеленого цвета, чем противоположная, к которой приурочен губчатый мезофилл. Это объясняется различиями между этими типами мезофилла по содержанию в них хлоропластов, а следовательно, и пигмента — хлорофилла. Общее число пластид в столбчатом мезофилле в 2–5 раз больше, чем в губчатом (табл. 4).

Расположение пластид в клетках столбчатого мезофилла меняется в течение суток (см. гл. 5, п. 3).

Более слабая, чем у столбчатого мезофилла фотосинтетическая деятельность губчатого мезофилла сочетается у него с осуществлением многих других функций, прежде всего — газообмена, благодаря системе межклетников, сообщающихся с устьичными щелями.

В губчатом мезофилле нередко встречаются идиобласты в виде кристаллоносных клеток с друзами или одиночными кристаллами щавелевокислого кальция. У лимона клетки с крупными ромбическими кристаллами встречаются не только в губчатом мезофилле, но и среди клеток столбчатого, непосредственно под эпидермой (рис. 145 В). У лимона, апельсина, эвкалипта в губчатом мезофилле развиваются лизигенные вместилища выделе-

Таблица 4

Содержание пластид в столбчатом и губчатом мезофилле. в % к общему числу пластид в листьях некоторых растений

Названия растений	Столбчатый мезофилл	Губчатый мезофилл
Медуница	85	15
Клещевина	82	18
Капуста	80	20
Настурция	77	23
Подсолнечник	73	27
Маргаритка	67	33

ний, содержащие эфирные масла, у некоторых растений в нем встречаются млечники.

Губчатый мезофилл, в котором находятся окончания проводящих пучков, играет важную роль в транспорте веществ. Его клетки оттягивают из трахеальных элементов воду, необходимую для фотосинтеза, и участвуют в «загрузке» ситовидных элементов продуктами ассимиляции.

4.3. Проводящая система листовой пластинки

Проводящая система листовой пластинки представлена пучками, состоящими из первичных ксилемы и флоэмы. Пучки дифференцируются из тяжей прокамбия, закладывающегося на ранних стадиях развития листового зачатка в его осевой части, и далее развивающихся акропетально, вверх (рис. 139). Этот тяж или тяжи прокамбия образуют среднюю жилку, которая может состоять из одного или нескольких пучков. В дальнейшем, по мере развития краевой меристемы от будущей средней жилки, также в акропетальном порядке отходят ответвления, дающие начало боковым жилкам. Соотношение между средней и боковыми жилками, их топографические особенности и характер коммуникаций между ними создают разные типы жилкования, представляющего собой важный диагностический признак растения.

Различают 2 основных типа жилкования: *открытое* и *закрытое*. В первом случае жилки, или проводящие пучки, не связаны между собой и слепо заканчиваются близ края листовой пластинки. Классическим примером открытого жилкования служит вильчатое, или *дихотомическое* жилкование, встречающееся у современных папоротников, а из голосеменных — у гинкго двулопастного. При дихотомическом жилковании главная жилка не выражена (рис. 148 Ж).

Закрытое жилкование характеризуется наличием анастомозов между боковыми жилками, которые, в свою очередь, могут разветвляться на жилки 2-го, 3-го и последующих порядков. Тип закрытого жилкования определяется также соотношениями между главной и боковой жилками.

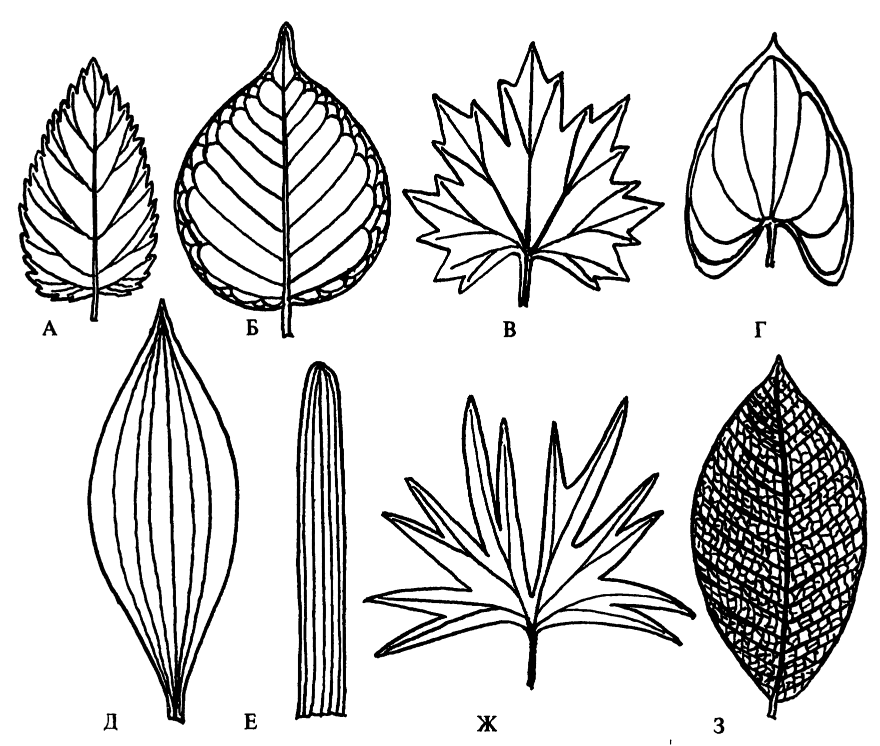


Рис. 148. Типы жилкования листьев: А — перисто-краебежное; Б — перисто-петлевидное; В – пальчато-краебежное; Г — пальчато-петлевидное; Д — дуговидное; Е — параллельное; Ж — вильчатое (дихотомическое); З — перисто-сетчатое

При *параллельном* жилковании, свойственном линейным листьям злаков, осок, все жилки идут вдоль всей листовой пластинки, местами образуя анастомозы. Жилки сходятся у верхушки листовой пластинки (рис. 148 Е).

Дуговидное жилкование, характерное для широких листьев, отличается от параллельного лишь тем, что жилки, проходящие от основания до верхушки листовой пластинки, дуговидно изогнуты, как у ландыша (рис. 148 Д).

Жилкование называют *перистым*, если в листовой пластинке хорошо выражена главная, или средняя, жилка, идущая от основания до верхушки, а от нее под углом отходят боковые жилки, которые, в свою очередь, могут разветвляться. Такое жилкование имеют листья дуба, березы, ольхи, осины и многих других растений (рис. 148 А, Б, З).

Пальчатое жилкование отличается от перистого наличием одной или нескольких крупных боковых жилок, лучеобразно отходящих от основания главной жилки, как у клена, манжетки (рис. 148 В, Г).

В зависимости от топографических особенностей боковых жилок высших порядков ветвления близ края листовой пластинки перистое и пальчатое жилкование подразделяют на краевое (краебежное) и петлевидное (рис. 148 А, Б). В первом случае боковые жилки доходят непосредственно до края пластинки, заходя в зубчики или даже выступая за их пределы в виде щетинок или остей. Во втором случае боковые жилки, не доходя до края листовой пластинки, петлевидно изгибаются, присоединяясь к выше расположенной жилке, также петлевидно изогнутой.

Если все боковые жилки многократно ветвятся и их ответвления соединены анастомозами, жилкование называют *сетчатым* (рис. 148 З). В этом случае все жилки образуют сеть, каждая ячея которой представляет собой участок листовой пластинки — *ареолу*. У некоторых растений в нее заходит слепо заканчивающееся окончание мелкой жилки (рис. 149 А, Б).

У многих растений жилки, окруженные тканями листа, выступают на его поверхности в виде гребней или ребер. Лучше всего они заметны на нижней стороне листовой пластинки.

Непосредственным продолжением проводящей системы листовой пластинки служит проводящая система черешка, которая, входя в стебель, соединяется с его проводящей системой. Эта общность проводящих систем

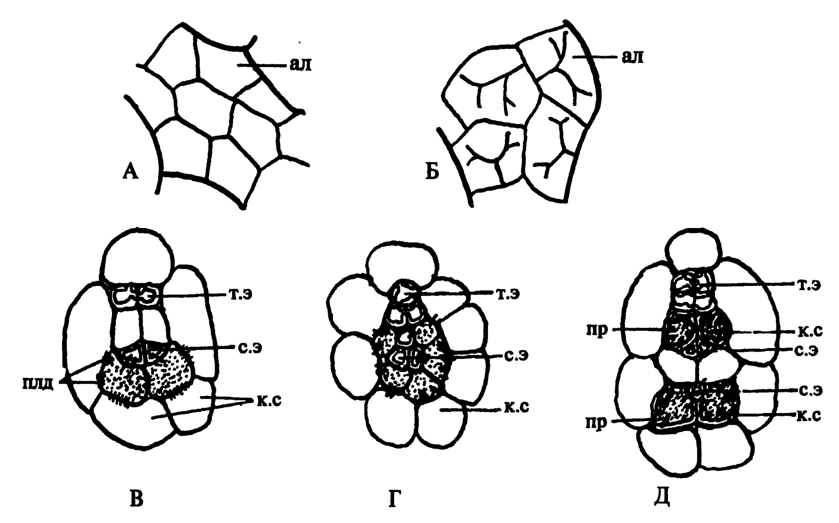


Рис. 149. Сеть мелких жилок в листьях двудольных и строение их окончаний: А — сирень; Б — сахалинская гречиха; В — виноград; Г — клещевина; Д — чина.
Обозначения: ал — ареолы, к.с — клетки-спутники, плд — плазмодесменные поля, пр — протуберанцы оболочек, с.э — ситовидные элементы, т.э — трахеальные элементы

обоих органов побега и определяет свободный транспорт веществ в восходящем и нисходящем направлениях.

Проводящие пучки в листьях большинства семенных растений коллатеральные, закрытые (рис. 146). У некоторых долговечных листьев в основании главной жилки может закладываться камбий, и образуется небольшое количество вторичных проводящих тканей. Изредка у покрытосеменных растений в листьях встречаются биколлатеральные пучки. У папоротников проводящие пучки концентрические.

Пучки средней жилки обычно наиболее крупные. Если жилка однопучковая, то ксилема ориентирована к верхней стороне листовой пластинки, в многопучковой средней жилке пучки могут располагаться кольцом, при этом в нижних (абаксиальных) пучках ксилема обращена к верхней стороне, а ксилема верхних (адаксиальных) пучков — к нижней. В более мелких боковых пучках ксилема всегда занимает верхнее положение. По этому признаку легко определить стороны листовой пластинки. Проводящая система верхней части черешка обычно сходна со строением средней жилки в основании листовой пластинки (рис. 124).

Проводящие пучки, располагающиеся непосредственно в мезофилле, окружены однослойной паренхимной *обкладкой*, тонкостенные клетки которой вытянуты вдоль пучка. Обкладки простираются до окончаний проводящих пучков. Благодаря обкладке значительно увеличивается поверхность контактов между мезофиллом и проводящими тканями.

Боковые жилки разных порядков ветвления различаются строением. Самые крупные из них сходны с пучками средней жилки. По мере ветвления количество проводящих тканей в них сокращается. Самые мелкие жилки имеют лишь несколько трахеальных и ситовидных элементов, а также очень крупные сопровождающие клетки (рис. 149 В–Д). Ксилема состоит преимущественно из элементов со спиральными утолщениями оболочек. Чаще всего это трахеиды. Их число постепенно уменьшается к окончанию проводящего пучка, но иногда на самом его конце ксилемная часть расширяется либо вследствие увеличения числа и диаметра трахеид, либо — в результате появления здесь *гидроцитов* — крупных паренхимных клеток с сетчатыми, спиральными или иными типами утолщения оболочек. Во флоэмной части мелких проводящих пучков важнейшую роль играют сопровождающие клетки, которые значительно крупнее ситовидных элементов. Продукты фотосинтеза поступают в сопровождающие клетки из клеток мезофилла либо по плазмодесмам (рис. 149 В), либо через оболочки (рис. 149 Д). В последнем случае внутренняя часть стенок сопровождающих клеток образует протуберанцы, увеличивающие внутреннюю поверхность клеток. Промежуточный тип строения характеризуется наличием в сопровождающих клетках и плазмодесм, и протуберанцев (рис. 149 Г). Поступившие в сопровождающие клетки водорастворимые сахара по плазмодесмам перемещаются в ситовидные элементы, в которых и начинается нисходящий ток веществ.

4.4. Механическая система листовой пластинки

Вся система проводящих пучков, представляющая у большинства растений довольно плотную упругую сеть, предохраняет листовую пластинку от разрывов под действием ветра, дождя, града. Противодействует повреждению листовой пластинки и эпидерма, механическая прочность которой достигается утолщением наружных стенок клеток, особенно мощным по краям пластинки. Наличие у некоторых растений толстой кутикулы, одревеснение оболочек клеток и инкрустация их минеральными веществами, например, кремнеземом, известью повышает опорную функцию эпидермы.

В листовых пластинках могут быть развиты и специальные механические ткани — колленхима и склеренхима. Колленхима, встречающаяся только у двудольных растений, обычно располагается в виде субэпидермальных тяжей против наиболее крупных проводящих пучков и средней жилки, иногда, как у фикуса, тяжи этой ткани примыкают к проводящим пучкам сверху и снизу.

Склеренхима также чаще всего ассоциирована с крупными проводящими пучками, ее тяжи с нижней стороны огибают флоэму (рис. 146 А, Б). Иногда она развивается и над ксилемой, а у некоторых однодольных — окружает весь пучок. При ветвлении проводящих пучков сначала исчезают сопровождающие их тяжи колленхимы, потом утончаются и в конце концов также исчезают тяжи склеренхимы, армирующие флоэму. Мелкие жилки механических тканей не содержат.

У некоторых растений, например, у ириса, синеголовника, новозеландского льна, тяжи склеренхимы располагаются по краю листовой пластинки, непосредственно под эпидермой или немного глубже.

В листьях встречаются и склереиды разных размеров и очертаний. У чая, камелии они находятся в мезофилле. У растений с зубчатыми, пильчатыми и городчатыми краями листовых пластинок клетки с толстыми одревесневшими оболочками развиваются в глубине вырезов, предохраняя листовую пластинку от повреждений.

4.5. Особые типы строения листьев

Наличие в листьях разных растений одинаковых в функциональном отношении тканей не исключает некоторого разнообразия их анатомического строения. В этом отношении интересно строение листьев злаков и некоторых голосеменных.

Листья злаков

У злаков листья влагалищные с линейными плоскими или в той или иной степени согнутыми вдоль средних жилок листовыми пластинками, на нижней стороне которых нередко образуются выступы — кили (рис. 150 А). Верхние стороны листовых пластинок ровные, волнистые или ребристые. Листовые пластинки голые либо опушенные простыми одноклеточными,

нередко шиповидными волосками. У некоторых растений поверх кутикулы имеется восковой налет, придающий листьям голубовато-сизый оттенок, как у тростника.

Эпидерма злаков имеет более сложное строение, чем у других растений. Ее основные, или покровные, клетки двух типов: длинные, вытянутые по длине пластинки, с ровными или извилистыми боковыми стенками; короткие, или вставочные, отчленяющиеся от длинных в процессе развития листа (рис. 150 Г, Д), а также довольно крупные клетки грушевидной или иной формы, называемые *пузыревидными* клетками (рис. 150 А, В). Стенки клеток, особенно наружные, часто инкрустированы кремнеземом, иногда они одревесневают. Короткие клетки округлых, овальных или седловидных очертаний. Часто они содержат кремниевые тельца. Пузыревидные клетки, находящиеся на верхней стороне листовой пластинки, собраны в продольные тяжи, располагающиеся над средней жилкой, по обеим сторонам от нее, а в листовых пластинках с волнистой или ребристой поверхностью — на дне ложбинок между ребрами (рис. 150 В). Раньше эти клетки называли моторными, или двигательными, считая, что они ответственны за свертывание листовых пластинок в трубочку, происходящее в сухую погоду у некоторых злаков, например, у ковыля (рис. 150 Е), овсяницы и других. Двигательный эффект объясняли изменением тургора и объема пузыревидных клеток: при их уменьшении листья свертываются, а при увеличении — расправляются. Современные представления наибольшую роль в свертывании листьев отводят субэпидермальным тяжам склеренхимы, которые подсыхают и сокращаются в сухую погоду, а пузыревидные клетки лишь облегчают и регулируют этот процесс.

Устьица располагаются продольными рядами по всей длине листовой пластинки. Устьичный аппарат парацитный (рис. 150 Г, Д).

Мезофилл у злаков однородный, состоящий из округлых, угловатых, извилистых, как у тростника, или слегка складчатых клеток, как у волоснеца. Жилкование листьев параллельное. Все пучки идут вдоль листовой пластинки, сближаются у ее верхушки, на которой обычно находится гидатода. У большинства видов между крупными пучками расположены более мелкие. Все пучки закрытые, коллатеральные, анатомически сходные со стеблевыми пучками (см. гл. 4, п. 1).

По строению обкладок пучков и ориентации по отношению к ним клеток мезофилла все разнообразие листьев злаков можно свести к 2 основным типам: *кранцевому* и обычному, коррелирующим с некоторыми особенностями фотосинтеза. Первый характеризуется наличием у пучков паренхимной обкладки из крупных тонкостенных хлорофиллоносных клеток и радиальной ориентацией клеток мезофилла вокруг пучков. Кранцевый тип листьев свойствен кукурузе, просу (рис. 150 Б), щетиннику. В отличие от него второй тип строения (рис. 150 В) имеет, наряду с обычной паренхимной обкладкой, еще так называемую *местомную обкладку*, или местомное влагалище, состоящее

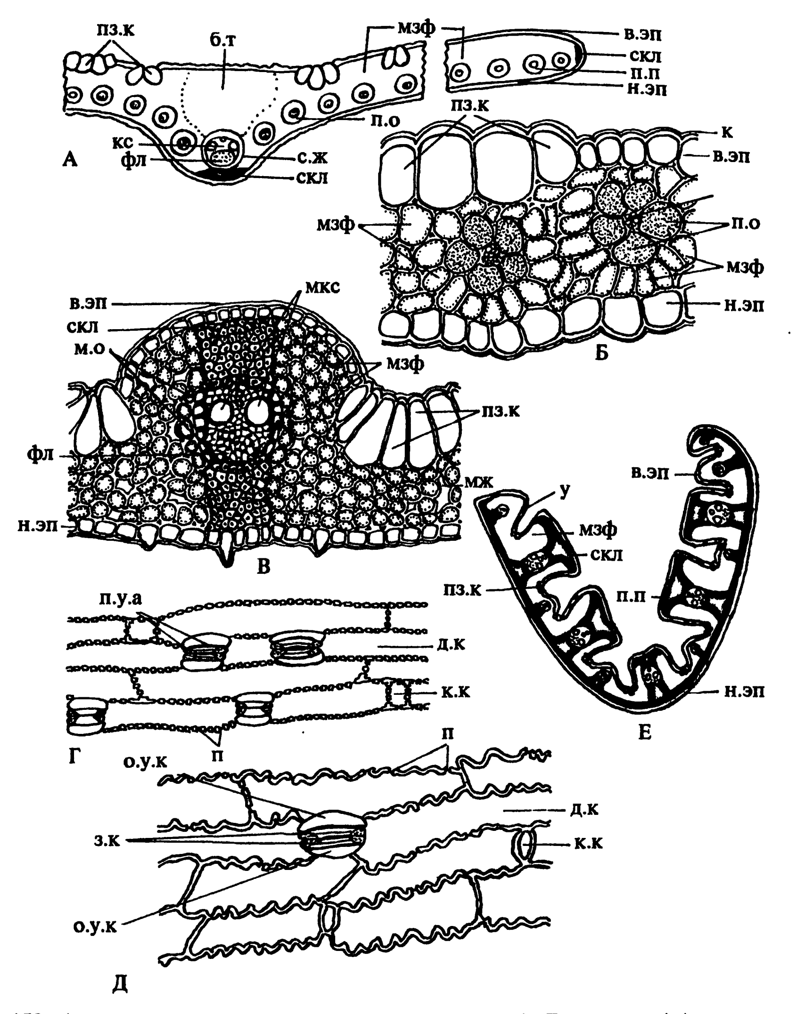


Рис. 150. Анатомические особенности листьев злаков: А, Б — схема (А) и фрагмент листовой пластинки ежовника куриное просо; В, Г — фрагмент листовой пластинки вейника (В) и строение ее эпидермы в плане; Д — эпидерма кукурузы в плане; Е — схема строения листовой пластинки ковыля.

Обозначения: б.т — бесцветная ткань, в.эп — верхняя эпидерма, д.к — длинные клетки, з.к — замыкающие клетки устьица, к — кутикула, к.к — короткие клетки, кс — ксилема, мж — межклетник, мзф — мезофилл, мкс — сосуды метаксилемы, м.о — местомная обкладка, н.эп — нижняя эпидерма, о.у.к — околоустьичные клетки, п — простые поры, пз.к — пузыревидные клетки, п.о — паренхимная обкладка проводящего пучка, п.п — проводящий пучок, п.у.а — парацитный устьичный аппарат, с.ж — средняя жилка, скл — склеренхима, у — устьица, фл — флоэма

из вытянутых вдоль пучка клеток с утолщенными одревесневшими стенками. Местомное влагалище прерывается над флоэмой и в местах, где к ней примыкает склеренхима.

Механическая система листьев злаков, как правило, достигает мощного развития. Склеренхима не только ассоциирована с пучками, но может располагаться и отдельными тяжами на верхней и нижней сторонах листовой пластинки, по ее краям или сплошным тяжем вдоль всей нижней стороны, как у ковыля (рис. 150 Е).

Особенно сильно развита склеренхима во влагалищах листьев, на большом протяжении охватывающих стебель. У некоторых видов мятлика, в частности у мятлика луковичного, влагалища утолщены в результате развития в них запасающей паренхимы. Иногда в них образуются крупные воздухоносные ходы, расположенные между пучками, как у манника.

Листья хвойных растений

У хвойных листья узкие, игольчатые (сосна, ель), чешуйчатые, плотно налегающие один на другой (кипарис, туя), либо пластинчатые, широкие (ногоплодник, агатис). Листья могут быть очень крупными: у ногоплодника наибольшего они достигают в длину 35 см при ширине 9 см, у североамериканской болотной сосны игольчатые листья длиной до 45 см. Листья хвойных отличаются от листьев покрытосеменных наличием только одной средней жилки, состоящей из одного или двух проводящих пучков, лишь у араукарии, агатиса и некоторых видов ногоплодника проводящих пучков несколько.

Наиболее типичным для игольчатых листьев считают строение хвоинки сосны обыкновенной, но это только один из вариантов строения. У этого вида сосны хвоинки расположены по две на укороченных побегах — брахибластах (рис. 66 В). Листовые зачатки в почке плотно прижаты один к другому морфологически верхними сторонами, в поперечном сечении они полукруглые (рис. 151 А). Морфологически верхнюю и нижнюю стороны листа можно определить только по ориентации ксилемы в проводящих пучках. У ели, кедра, также имеющих игольчатые листья, их очертания овально-ромбические или неправильно-квадратные (рис. 151 В).

Эпидерма состоит из клеток, вытянутых по длине листа. У большинства видов наиболее сильно утолщены их наружные стенки, покрытые кутикулой. У сосны обыкновенной, сосны черной и некоторых других видов этого рода эпидермальные клетки в поперечном сечении почти квадратные, все их стенки сильно утолщены, клеточная полость очень мала. Поровые каналы ориентированы по диагонали клетки (рис. 151 Б). Устьица расположены продольными рядами по всей длине листа ниже уровня эпидермы. Стенки замыкающих клеток, как и стенки основных клеток эпидермы, одревесневают.

Под эпидермой находится гиподерма, состоящая из клеток с равномерно утолщенными одревесневающими стенками. Наиболее толстая гиподерма

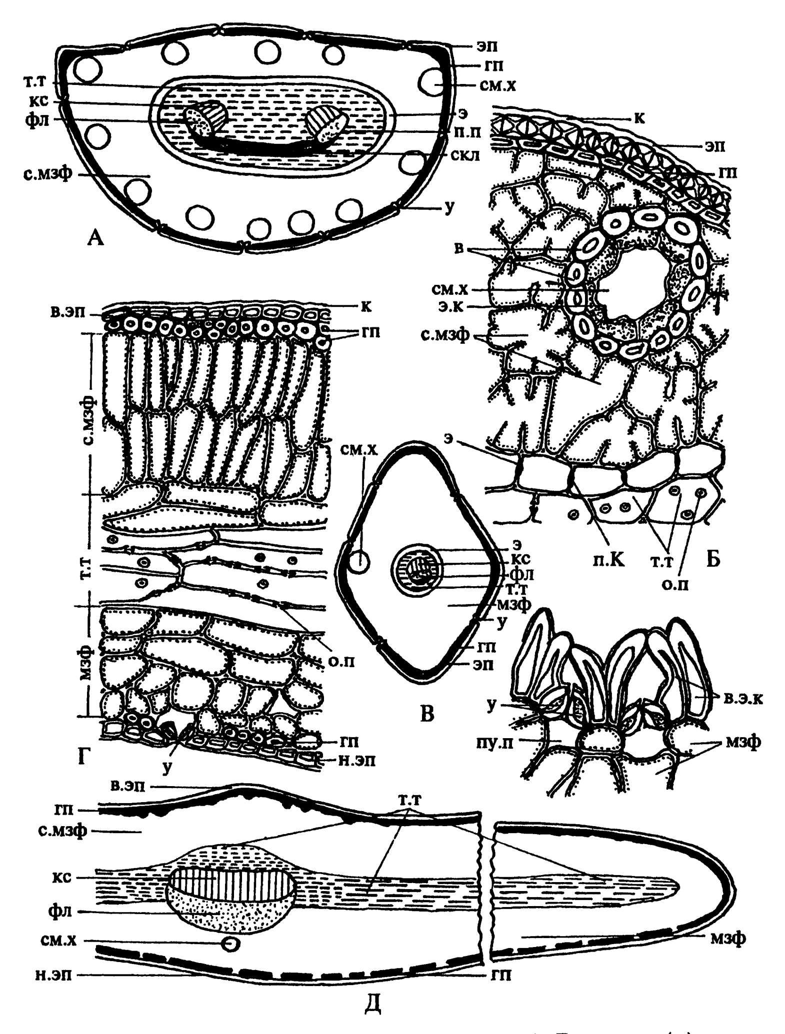


Рис. 151. Анатомические особенности листьев хвойных: А, Б — схема (А) и фрагмент хвоинки сосны на поперечном срезе; В — схема строения хвоинки ели; Г, Д — фрагмент (Г) и схема строения листовой пластинки ногоплодника (Д); Е — эпидерма и устьица в листе японской зонтичной сосны.

Обозначения: в — волокна обкладки смоляного хода (см.х), в.э.к — выросты эпидермальных клеток, в.эп — верхняя эпидерма, гп — гиподерма, к — кутикула, кс — ксилема, мзф — мезофилл, н.эп — нижняя эпидерма, о.п — окаймленные поры, п.К — перерезанный поясок Каспари, п.п — проводящий пучок, пу.п — подустьичная полость, скл — склеренхима, с.мзф — столбчатый мезофилл, т.т — трансфузионная ткань, у — устьица, фл — флоэма, э — эндодерма, э.к — эпителиальные клетки

развивается в ребрах хвоинки. Эпидерма и гиподерма обусловливают жесткость, кожистость и прочность листа.

Мезофилл в игольчатых листьях однородный, у многих видов сосны он *складчатый*. Складки возникают путем образования выростов на внутренней поверхности стенок, а отчасти — впячиванием самих стенок в полость клетки (рис. 151 Б). В игольчатых листьях других хвойных складчатость слабо или совсем не выражена.

В мезофилле, непосредственно под гиподермой или глубже находятся схизогенные смоляные ходы, их много у сосны обыкновенной, 2–3 у сосен европейской и сибирской. Смоляной ход, выстланный эпителиальными клетками, имеет обкладку из толстостенных, но не одревесневающих волокон. В хвоинках ели смоляные ходы единичные (рис. 151 В), иногда их нет, как и у кедра.

Центральная часть хвоинки, отграниченная от мезофилла эндодермой, стенки клеток которой имеют пояски Каспари, занята проводящей системой, состоящей из 2, как у сосны обыкновенной, сосны черной, или одного коллатерального пучка, как у сосны сибирской, сосны европейской, ели, лиственницы. У сосны обыкновенной между пучками, на уровне флоэмы, расположен тяж склеренхимы (рис. 151 А). Остальное пространство между пучками и эндодермой занято так называемой *трансфузионной тканью*, участвующей в проведении веществ (см. гл. 5, п. 4).

Листья с уплощенными пластинками имеют тенденцию к дифференциации мезофилла на столбчатый, расположенный на верхней стороне, и губчатый, как у тисса, ногоплодника (рис. 151 Г, Д).

Основные клетки эпидермы имеют типичное для этой ткани строение, плоские листья обычно гипостоматические. У японской зонтичной сосны эпидермальные клетки, окружающие устьица, сильно вытянуты. Смыкаясь на верхушке, они образуют полость, на дне которой находится устьице (рис. 151 Е). Гиподермы в листьях хвойных либо нет, как у тисса, либо она представляет собой прерывистый или сплошной слой волокон с одревесневшими оболочками (рис. 151 Г, Д).

Смоляных ходов в плоских листьях обычно мало, иногда они формируются во флоэмной части пучка, механическая обкладка вокруг них не развивается. Нет смоляных ходов у тисса.

Проводящие коллатеральные пучки либо окружены эндодермой, либо ее нет. Трансфузионная ткань всегда имеется, у ногоплодника она расположена двумя тяжами, простирающимися от проводящего пучка до края листа (рис. 151 Д).

Катафиллы

Наряду со срединными листьями, подробно описанными в этой главе, большой интерес представляют низовые листья — катафиллы, прежде всего почечные чешуи.

Развитие катафилла начинается с периклинальных делений клеток наружных слоев конуса нарастания и обычным путем образуется ось будущего листа. В отличие от вегетативных листьев у катафиллов более активно функционирует маргинальная меристема, и лист приобретает характер чешуи. Ткани катафилла дифференцируются быстрее, чем у вегетативного листа, что вполне согласуется с его функцией защиты молодых листовых зачатков, находящихся в почке.

Катафиллы имеют обычно однородный мезофилл, слабо развитую проводящую систему открытого типа, так как анастомозы между пучками не образуются. Лишь у некоторых растений встречается склеренхима, представленная волокнами или склереидами (камелия, бук, дуб, тополь). Устьиц мало или нет совсем. Часто на абаксиальной (наружной) стороне чешуи развивается перидерма, как у конского каштана, некоторых видов яблони.

Наряду с почечными чешуями к катафиллам относят также непосредственно примыкающие к ним изнутри листовидные образования, морфологически отличающиеся от настоящих листьев. В отличие от почечных чешуй они не образуют перидермы.

5. Листопад

Продолжительность жизни листьев ограничена определенным временем, после которого они опадают. Листопад — обычное явление в жизни растений. Большинство их, обитающих в регионах с умеренным климатом, сбрасывают листья ежегодно. У голосеменных, а также у субтропических и тропических покрытосеменных, листья которых живут 3–5 и более лет, тоже бывает листопад, но листья опадают не все сразу, поэтому в любое время года эти растения одеты листвой, чем и объясняется применяемое к ним название «вечнозеленые» растения. В зонах умеренного климата к таким растениям принадлежат хвойные, за исключением лиственницы и метасеквойи.

Опадение листьев — не единственный способ освобождения от них растений. У травянистых растений, как однодольных, так и двудольных, отмирают целиком надземные побеги. У папоротников и пальм отмершие пластинки и черешки листьев постепенно высыхают, со временем они разрушаются и обламываются, но их основания сохраняются на стебле (у большинства папоротников — на корневище), создавая своеобразный механический футляр. Типичного листопада нет и у африканской вельвичии (рис. 152), в течение всей жизни которой функционируют лишь 2 листа, но концы их постепенно отмирают и расщепляются, а за счет интеркалярной меристемы, находящейся в основании каждого листа, происходит обновление листовой поверхности.

У лиственных древесных пород, произрастающих в областях с сезонным климатом, листопад обычно бывает в конце вегетационного периода, а подготовка к нему начинается задолго до сбрасывания листьев.

18 Зак. 53

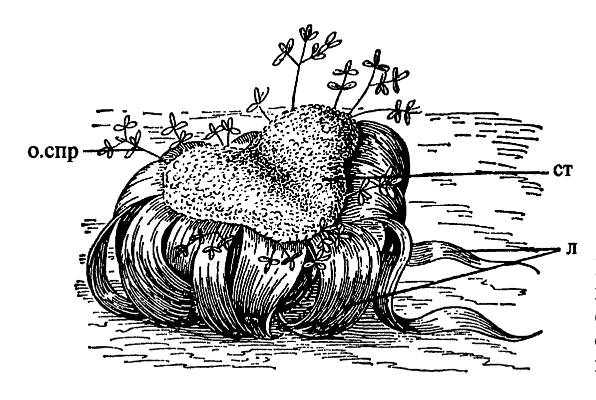


Рис. 152. Общий вид вельвичии удивительной. *Обозначения*: л — лист, о.спр — органы спороношения, ст — стебель

У некоторых древесных пород, например, у ольхи, сирени, листья опадают зелеными. У липы, березы перед опадением они желтеют, у вишни, осины, клена — краснеют. Пожелтение связано с разрушением хлорофилла, ранее маскировавшего желтые пигменты — каротиноиды, а покраснение — с накоплением в вакуолях клеток мезофилла пигмента антоциана, чему благоприятствуют солнечные дни и холодные ночи конца лета.

Перед опадением листьев синтезированные ими углеводы перемещаются в зимующие органы, листья беднеют азотом и фосфором, обогащаясь в то же время веществами, подлежащими удалению из растения, — серой, хлором, кальцием, кремнием. В листьях остается некоторое количество протеина, гемицеллюлозы, сахаров и жира. Эти вещества после опадения листьев и их сгнивания минерализуются и в дальнейшем используются для питания растений.

Основные изменения, происходящие в анатомической структуре листьев, обусловливающие их опадение, одинаковы у всех растений, но некоторые детали этого процесса специфичны для разных видов.

Во всех случаях опадению листа предшествует образование в основании черешка *отделительного*, или разъединяющего, слоя. В этом месте в черешке обычно нет механических тканей, или они очень слабо развиты. Отделительный слой представляет собой поперечную пластинку, пересекающую черешок, состоящую из мелких тонкостенных клеток (рис. 153), имеющих плотное цитоплазматическое содержимое и крахмал. Оболочки клеток целлюлозные.

У каштана, лоха, клена многослойный отделительный слой дифференцируется очень рано, еще в начале весеннего развития листа. У большинства растений он появляется за несколько недель или дней до его опадения. Сначала отделительный слой однослойный, затем вследствие деления клеток он становится двуслойным или многослойным.

Близ места пересечения отделительным слоем проводящих пучков трахеальные элементы закупориваются тиллами, а у некоторых растений —

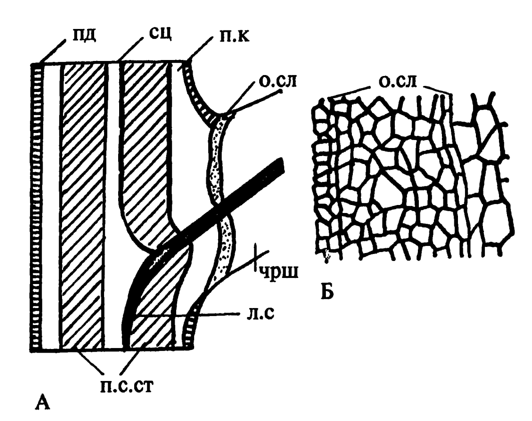


Рис. 153. Отделительный слой в основании черешка: А — схема строения узловой зоны стебля на продольном срезе; Б — клетки отделительного слоя.
Обозначения: л.с — листовой след, о.сл — отделительный слой, пд — перидерма, п.к — первичная кора, п.с.ст — проводящая система стебля, сц — сердцевина, чрш — черешок

камедями и слизями, ситовидные пластинки закрываются мозолистыми телами, состоящими из каллозы. Оболочки клеток самого отделительного слоя ослизняются, клетки разъединяются. В конце концов лист оказывается висящим только на тонких проводящих пучках, которые разрываются при сильных порывах ветра, от ударов дождя, града, под тяжестью самого листа. На месте опавшего листа на стебле образуется листовой рубец.

В клетках, примыкающих с внутренней стороны к отделительному слою, происходят химические изменения оболочек: их внутренние части суберинизируются, а наружные — нередко лигнифицируются. Таким путем возникает защитный слой. У сливы, грецкого ореха клетки, примыкающие к бывшему отделительному слою, предварительно делятся, и формируется многослойный защитный слой. У некоторых растений он развивается еще до опадения листа. В дальнейшем, под защитным слоем закладывается феллоген, и образуется перидерма. У ивы, тополя такого защитного слоя нет, так как у них сразу под отделительным слоем закладывается феллоген. На следующий год перидерма, покрывающая листовой рубец, соединяется с перидермой стебля.

Благодаря листопаду растение освобождается от ненужных продуктов обмена веществ, однако этим не ограничивается его значение. Он способствует благополучному перенесению растениями неблагоприятного периода времени, сохраняя жизнеспособность внутренних тканей осевых органов. Наличие листьев зимой и необходимость поступления в них воды, используемой для фотосинтеза и транспирации, привела бы в итоге к иссушению растений, так как при низких температурах поглощение воды корневой системой даже из очень глубоких, не промерзающих почвенных горизонтов, сильно ослаблено. Кроме того, кристаллики льда, которые образовались бы в клетках при отрицательных температурах, могли бы повредить не только внутриклеточные структуры, но и разорвать их оболочки, так как известно, что объем льда больше объема образующей его воды. Конечно,

какое-то количество воды всегда содержится в клетках, но на действие низких температур они реагируют повышением осмотического давления, что и препятствует замерзанию воды.

В связи с этим листопадность имеет важнейшее экологическое значение. В истории растительного мира она возникла как приспособление к стрессовым ситуациям, обусловленным неблагоприятными изменениями климатических условий, проявившихся в чередовании теплых и холодных, сухих и влажных периодов. В зонах с равномерно теплым и влажным климатом значение периодического опадения листьев ограничивается только необходимостью удаления из растений ненужных продуктов обмена веществ и обновления фотосинтезирующей поверхности.

Глава 10

Корень

1. Происхождения корня и его функции

Корень, как и побег, возник вследствие морфологической дифференциации осевых органов (теломов) древнейших высших растений, обусловленной их жизнью на суше. Корням, как органу водообеспечения и минерального питания растения, дали начало подземные теломы — *ризомоиды*, на поверхности которых развивались *ризоиды* (см. гл. 3, п. 1). В процессе эволюции корень возник, по-видимому, позднее побега. Осевое происхождение корня подтверждает и отсутствие существенных различий в анатомическом строении корня и стебля у некоторых видов высших споровых растений на ранних стадиях их развития.

Из современных высших растений не имеют корней моховидные, поглощающие воду с помощью ризоидов, и псилотовидные, оба рода которых (псилот и тмезиптерис) имеют корневищеподобные органы в виде более или менее дихотомически разветвленных образований с многочисленными ризоидами. Морфологически они напоминают ризомоиды палеозойских риниевых.

Наряду с изначально (*«первично»*) *бескорневыми* растениями, среди высших растений встречаются и *«вторично» бескорневые*, утратившие корни в связи с водным образом жизни, как сальвиния из отдела папоротниковидных, пузырчатка, роголистник — из цветковых, или переходом к гетеротрофному питанию, как ладьян из семейства орхидных, встречающийся в болотистых местах северного полушария.

Корень, как и стебель, — радиально симметричный орган, характеризующийся *апикальным ростом*, осуществляемым деятельностью находящейся на его конце меристемы и участвующий в транспорте веществ.

Корень отличается от стебля отсутствием листьев, наличием *чехлика*, прикрывающего апикальную меристему, *волосков*, поглощающих из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами, и *эндогенным ветвлением*, то есть заложением зачатков боковых корней во внутренних тканях, удаленных от апикальной меристемы. Стеблю свойственно экзогенное заложение боковых почек, начало которым дают наружные части конуса нарастания побега.

Основные функции типичного корня:

1. Закрепление растения в субстрате.
2. Обеспечение водоснабжения и минерального питания растения, основу которого составляет поглощение из почвы воды с растворенными в ней веществами и проведение этих растворов в выше расположенные органы.
3. Участие в синтезе аминокислот, нуклеотидов, алкалоидов, гормонов роста и других физиологически активных веществ, образующихся при взаимодействии поступающих из почвы растворов с продуктами фотосинтеза, перемещающимися в корень из стебля и листьев.
4. Выделение ненужных метаболитов.

2. Морфологические особенности корня и корневой системы

Зачаток корня закладывается в процессе эмбриогенеза. У папоротниковидных он образуется сбоку от главной оси зародыша. У семенных растений зародышевый корень представляет собой продолжение оси будущего побега, так как он находится на противоположном конусу нарастания побега полюсе.

Граница между корнем и гипокотилем в зародыше неразличима. В развивающемся проростке ее можно определить по наличию на гипокотиле устьиц, которых нет на корне. Позднее между корнем и гипокотилем возникает перетяжка — корневая шейка.

При прорастании семени зародышевый корень углубляется в субстрат, закрепляя развивающееся растение. Этот корень, обладающий *положительным геотропизмом*, называют *главным*. У проростков он беловатый и часто почти прозрачный. Кончик корня конусовидный, довольно плотный и прочный, так как он должен противостоять давлению и трению о частицы почвы. На некотором расстоянии от кончика находятся корневые волоски. Они не только участвуют в поглощении воды, но и создают опору кончику корня, пробивающемуся между твердыми частицами почвы, способствуя, таким образом, его закреплению в субстрате.

По достижении определенной длины корень начинает ветвиться: зачатки боковых корней появляются выше зоны корневых волосков. Их развитие осуществляется акропетально: чем моложе боковой корень или его зачаток, тем ближе к кончику главного корня он находится, *боковые корни* растут более или менее горизонтально, так как в отличие от главного корня положительным геотропизмом они не обладают. Морфологически боковые корни сходны с главным корнем, но обычно тоньше и короче его. При их ветвлении образуются корни 2-го, 3-го и последующих порядков.

Зачатки боковых корней и развившиеся из них корни располагаются на главном корне продольными рядами — *ортостихами*, число которых варьирует у разных растений. У многих растений их 2, у гороха — 3, у грецкого

ореха, дуба, ольхи — 6, у каштана — от 8 до 14. У однодольных число ортостих еще больше, но не всегда постоянное. Ортостихи могут отстоять одна от другой на одинаковое расстояние, как у тыквенных, молочайных, вьюнковых, у которых 4 ортостихи, но у гвоздичных, крестоцветных, зонтичных они попарно сближены. Число ортостих тесно связано с особенностями строения проводящей системы главного корня.

У взрослых растений боковые корни приурочены либо к верхней части главного корня, либо расположены в середине или ближе к его концу. Так как растения живут сообществами, это имеет важное значение, позволяя использовать воду и минеральные вещества из разных почвенных горизонтов.

У некоторых растений очень рано появляются *придаточные*, или *адвентивные* (от лат. adventicius — пришлый, чуждый) корни, которые закладываются на гипокотиле, как у березы, недотроги, бальзамина, или на стебле.

Стеблевые придаточные корни в эволюции растительного мира возникли раньше главного. Они свойственны всем споровым архегониальным растениям.

Зачатки придаточных корней у них чаще всего закладываются близ апексов побегов. Их число и положение по отношению к листьям обычно постоянны для растений каждой систематической группы. У хвощей под листовым зачатком закладывается один корень, у папоротников — один или несколько, у плауновидных строгой приуроченности придаточных корней к листьям нет. Возможно, это связано с энационным происхождением листьев этих растений. Совокупность придаточных корней составляет *гоморизную* (от греч. homo — равный и rhyza — корень) корневую систему.

У семенных растений придаточные корни закладываются вдали от апексов побегов, число их не детерминировано и зависит от условий произрастания и наличия механических повреждений корней. Они приурочены к узлам, междоузлиям или пазушным почкам.

Наиболее часто встречаются *узловые* корни. Образование зачатков придаточных корней в узлах облегчается наличием в этих местах большого количества паренхимы, клетки которой не только долго сохраняют способность к делениям, но и содержат запасные вещества, расходуемые в процессе формирования придаточного корня. Большое значение имеет и наличие в узлах хорошо развитой проводящей системы, представленной не только пучками главного стебля, но также листовыми и веточными следами и их анастомозами, особенно обильными у однодольных растений. У мяты придаточные корни закладываются над и под узлами. У лютика, у представителей семейства зонтичных они развиваются под узлами (рис. 154 Г), у кукурузы и коланхоэ — над узлами (рис. 154 А, В), у гвоздичных, пасленовых, многих розоцветных — в пазухах листьев. У плюща (рис. 154 Б), ириса, вороньего глаза, медуницы придаточные корни образуются на междоузлиях. У чистяка,

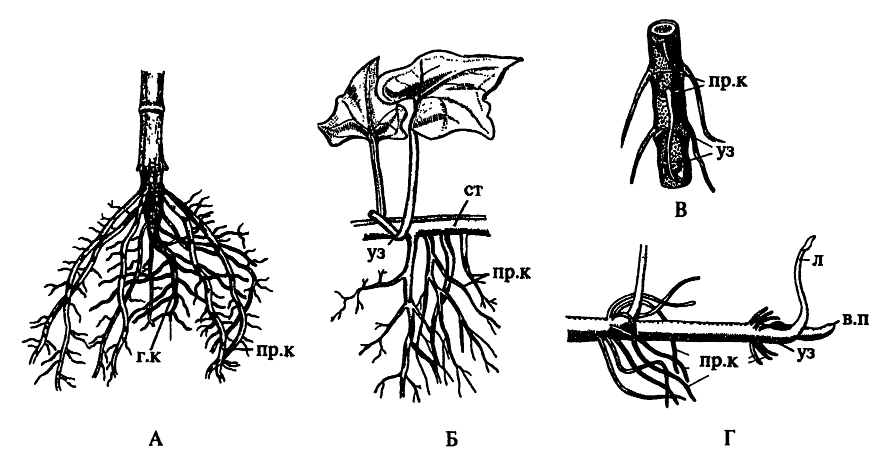


Рис. 154. Местоположение придаточных корней: А — надузловые корни кукурузы; Б — междоузлиевые корни плюща; В — надузловые корни каланхоэ; Г — подузловые корни лютика.
Обозначения: в.п — верхушечная почка, г.к — главный корень, л — лист, пр.к — придаточные корни, ст — стебель, уз — узел

лабазника, очитка едкого, кипрея их зачатки появляются на очень ранних стадиях развития побега, пребывающего еще в состоянии почки.

Так как у семенных растений развиваются разные по происхождению типы корней, то их корневые системы внешне отличаются от корневых систем споровых архегониальных. Различают 2 типа корневых систем у семенных растений: *аллоризную* (от греч. allos — другой) и *гоморизную*.

Аллоризная характеризуется сильным развитием главного корня, достигающего значительной длины и резко отличающегося от боковых корней. Такую корневую систему называют также *стержневой* (рис. 155 А). У некоторых растений главный корень, растущий вертикально вниз, достигает нескольких метров длины, у люцерны посевной, например, до 10–15 м.

У большинства однодольных растений и некоторых двудольных (лютик, подорожник) главный корень быстро отмирает или степенью своего развития не отличается от многочисленных придаточных корней, составляющих пучок, или мочку. Такую корневую систему называют *мочковатой* (рис. 155 Б), или гоморизной, однако гоморизия у этих растений вторичного происхождения (в исходной гоморизии споровых архегониальных даже зачатка главного корня не бывает).

У многих растений, преимущественно древесных — ели, сосны, дуба, березы, а также у некоторых травянистых многолетников, корневая система смешанного типа — с развитыми главным, боковыми и придаточными корнями.

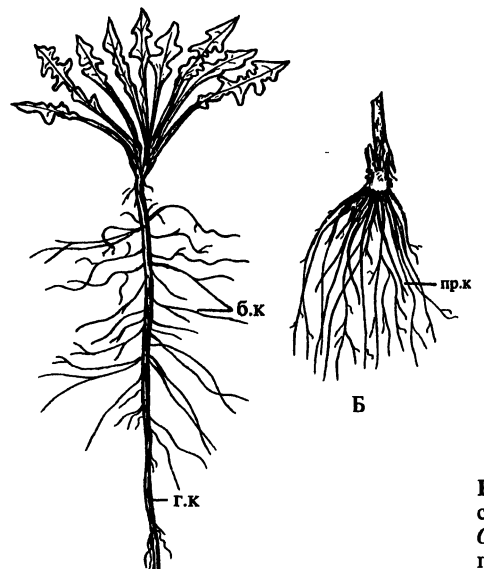


Рис. 155. Типы корневых систем: А — стержневая; Б — мочковатая. *Обозначения*: б.к — боковые корни, г.к — главный корень, пр.к — придаточные корни

Интенсивность развития корневой системы тесно связана не только с видовыми особенностями растений, но и с внешними условиями. Так, у мятлика однолетнего, растущего на тяжелых глинистых почвах, корни достигают длины 10 см, а у растений, встречающихся на прибрежных песках, — 25–30 см.

В пределах корневой системы корни функционально дифференцированы. Особенно четко это проявляется у древесных растений. Длинные долговечные корни, служащие для расширения площади питания растения и его закрепления в почве, называют *ростовыми*, или *скелетными*. Образующиеся на них недолговечные короткие корни, осуществляющие поглощение воды с растворенными в ней минеральными веществами, называют *питающими*, или *сосущими*. Они регулярно развиваются весной на скелетных корнях и к осени обычно отмирают.

Сосущие корни способны вступать в симбиоз с грибами, называемый *микоризой* (от греч. mykēs — гриб). Термин «симбиоз» предложен А. де Бари в XIX веке для определения одного из видов сожительства организмов, при котором они получают взаимную выгоду в осуществлении питания и водообеспечения. В настоящее время этот тип взаимоотношений называют *мутуализмом*. Гифы гриба либо снаружи оплетают корень (такую микоризу называют эктотрофной, или эктомикоризой), либо они проникают вглубь корня и живут в его клетках, где сильно ветвятся, образуя клубок (такую

17 Зак. 53

микоризу называют эндотрофной или эндомикоризой). В некоторых случаях сочетаются оба типа микоризы.

Микоризные корни не имеют корневых волосков. Их апикальный рост рано прекращается, а необычное ветвление приводит к образованию своеобразных утолщений (рис. 156).

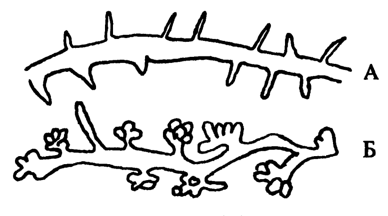


Рис. 156. Обычный (А) и микоризный (Б) корни ели

Питание растений, осуществляемое с помощью гриба, называют *микотрофным*. Гриб разлагает некоторые находящиеся в почве минеральные соединения, способствуя, таким образом, их усвоению растениями. Из этих веществ особенно важное значение имеют соединения фосфора и азота. Увеличивая концентрацию клеточного сока, минеральные вещества повышают сосущую силу клеток, усиливая поступление в корень воды. Благодаря ферментативной деятельности, гриб гидролизует находящиеся в клетках корня углеводы. Часть их идет на питание самого гриба, а неиспользованные углеводы поступают в клеточные вакуоли, способствуя, как и минеральные вещества, увеличению сосущей силы клеток. Гриб способен также поглощать воду даже из относительно сухой почвы. Таким образом, микориза осуществляет не только минеральное питание, но и водоснабжение растений. Микоризы защищают корни от заражения их патогенными организмами. Используя углеводы, поступающие в корень по нисходящему току, микоризные грибы не дают им возможности нормально развиваться в клетках растения–хозяина, а вырабатывая вещества типа антибиотиков, они способствуют их уничтожению.

Не случайно поэтому микориза широко распространена в природе. Она отмечена более чем у 70 % голосеменных и покрытосеменных, а также у 60 % высших споровых растений. Некоторые цветковые растения, например орхидные, вообще не могут развиваться без микоризы. Не образуют ее представители семейств крестоцветных, маковых, крапивных, осоковых и других. Она не обнаружена у мхов, а также у насекомоядных и паразитических цветковых растений.

У растений, главным образом у бобовых, встречается и другой тип симбиоза — с азотофиксирующими бактериями из рода *Rhyzobium*. Растение реагирует на их внедрение активными делениями клеток молодого корня, приводящим к образованию опухоли, имеющей вид клубенька (рис. 157). Живущие в нем бактерии ассимилируют молекулярный азот, переводя его в соединения, легко усваиваемые растениями, которые, в свою очередь, обеспечивают бактерии органическими питательными веществами. По сравнению со свободно живущими азотофиксирующими бактериями, затрачивающими 50–100 и более граммов углеводов на фиксацию 1 грамма азота,

бактерии-симбионты очень экономны и используют всего 3–4 грамма углеводов на 1 грамм азота. Фиксированный клубеньковыми бактериями азот остается в растениях, поэтому они успешно растут на почвах, бедных доступными для них формами азота.

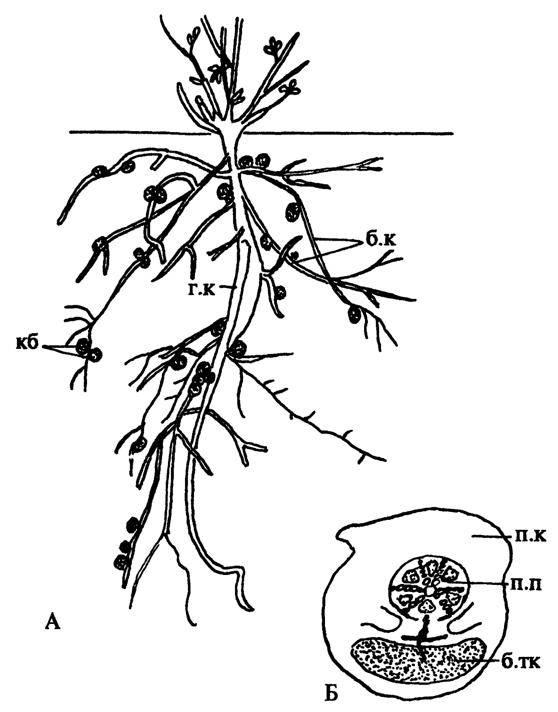


Рис. 157. Клубеньки на корнях бобового растения: А — расположение клубеньков; Б — поперечный срез клубенька.
Обозначения: б.к — боковые корни, б.тк — бактероидная ткань, г.к — главный корень, кб — клубеньки, п.к — первичная кора корня, п.п — проводящий пучок, б.тк — бактероидная «ткань»

Имеется много рас клубеньковых бактерий, и не все они характеризуются высокой азотофиксирующей способностью. Образование многочисленных мелких клубеньков на боковых корнях вызывают обычно малоэффективные расы этих бактерий. Наиболее энергичный процесс усвоения азота происходит внутри крупных клубеньков, развивающихся на главном корне. Не все бобовые способны к симбиотическим связям с клубеньковыми бактериями. Из 13 000 видов этого семейства клубеньки на корнях обнаружены примерно у 10 % видов.

Образование корневых клубеньков может быть вызвано и другими бактериями, способными фиксировать молекулярный азот. Такие клубеньки характерны для корней ольхи, кофейного дерева, вейника лесного и других растений.

3. Анатомическое строение корня

Анализ морфологических особенностей корня показывает, что его специализация как органа поглощения веществ и укрепления растения в субстрате связана, прежде всего, с увеличением поверхности, непосредственно контактирующей с почвой. Это достигается его *ветвлением*, увеличивающим мощность корневой системы, и образованием множества *корневых волосков*. Большое значение имеет наличие *чехлика*, облегчающего продвижение корня вглубь почвы, и способность вступать в симбиотические связи с грибами и бактериями, способствующими улучшению минерального питания растения. Теперь необходимо выяснить взаимосвязь функций и анатомического строения корня.

На продольном срезе молодого корня четко выражены следующие зоны (рис. 158):

1. Зона деления клеток, представляющая собой апикальную меристему, прикрытую корневым чехликом (calyptra);
2. Зона роста, или растяжения, в которой клетки, уже вышедшие за пределы меристемы, находятся в разных стадиях их растяжения в продольном направлении;
3. Зона поглощения веществ и начала дифференциации постоянных тканей, — *ризодермы*, характеризующейся развитием корневых волосков, и появлением проводящих элементов ксилемы и флоэмы, которая закладывается еще в зоне роста.

Выше находятся:

4. Зона первичного строения с закончившейся дифференциацией постоянных тканей, в которой четко выражены первичная кора и центральный цилиндр, или стела;
5. Зона ветвления, в нижней части которой закладываются зачатки боковых корней, в верхней — они уже заметны на поверхности корня.

3.1. Апикальная меристема корня

В отличие от апикальной меристемы побега, занимающей терминальное, то есть концевое положение, апикальная меристема корня *субтерминальная*, так как она всегда прикрыта чехликом, как наперстком. Объем меристемы тесно связан с толщиной корня: в толстых корнях он больше, чем в тонких, но сезонным изменениям корневая меристема не подвержена. В образовании

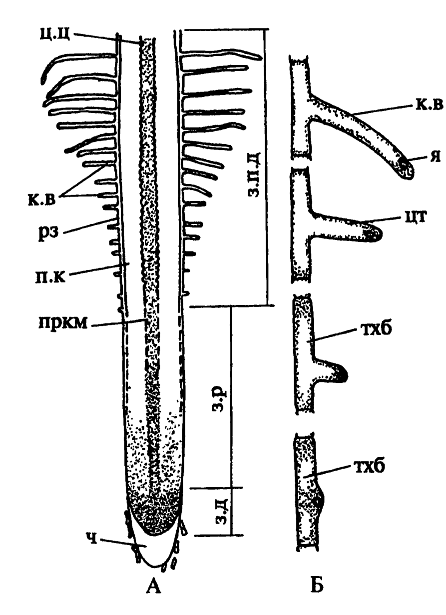


Рис. 158. Молодой корень пшеницы: А — топографические зоны корня; Б — стадии развития корневого волоска.
Обозначения: з.д — зона деления, з.п.д — зона поглощения веществ и дифференциации постоянных тканей, з.р — зона роста, к.в — корневые волоски, п.к — первичная кора, пркм — прокамбий, рз — ризодерма, тхб — трихобласты, цт — цитоплазма, ц.ц — центральный цилиндр корня, ч — корневой чехлик, я — ядро

зачатков боковых органов апикальная меристема корня не участвует, поэтому ее единственная функция состоит в новообразовании клеток, впоследствии дифференцирующихся в клетки постоянных тканей. Таким образом, если апикальная меристема побега играет и гистогенную, и органогенную роль, то апикальная меристема корня — только гистогенную. Чехлик — тоже производное этой меристемы.

Для высших растений характерны несколько типов строения апикальной меристемы корня, различающихся, главным образом, наличием и расположением инициальных клеток и происхождением волосконосного слоя — ризодермы.

В корнях хвощей и папоротников *единственная инициальная клетка*, как и в апексе их побегов, имеет вид трехгранной пирамиды, выпуклое основание которой обращено вниз, к чехлику (рис. 159 А, Б). Деления этой клетки происходят в четырех плоскостях, параллельных трем боковым сторонам и основанию. В последнем случае образуются клетки, которые, делясь, дают начало корневому чехлику. Внутренняя, центральная его часть мелкоклеточная, наружная — состоит из более крупных клеток. Плоские клетки, возникшие в результате последовательного деления инициальной клетки параллельно ее боковым сторонам, дважды делятся антиклинально, образуя в итоге три клетки: из наружной (нижней) впоследствии развивается *протодерма*, дифференцирующаяся в волосконосный слой, из средней — *зона первичной коры*, из внутренней (верхней) — *центральный цилиндр*. Меристема

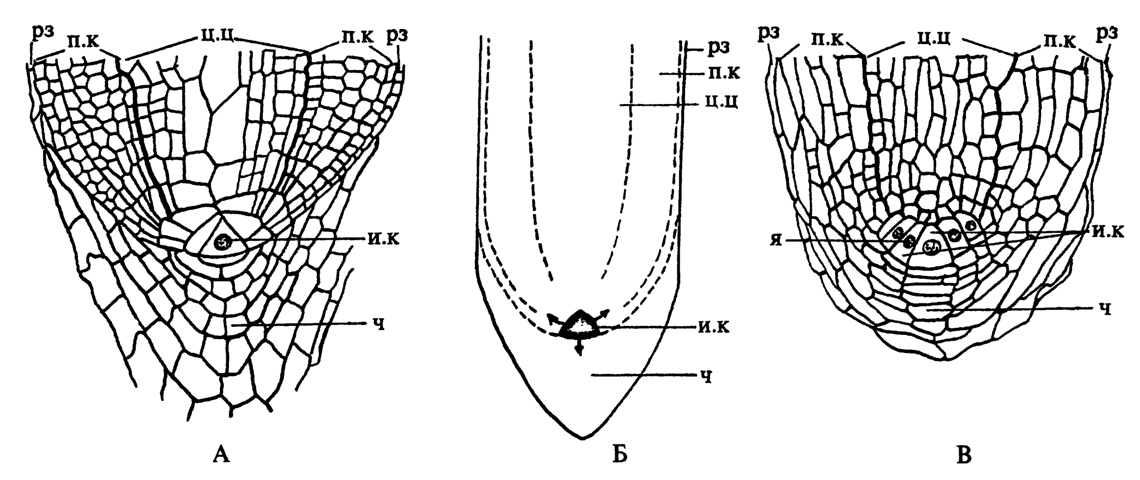


Рис. 159. Кончики корней папоротников в продольном разрезе: А, Б — с единственной инициальной клеткой; В — с несколькими инициальными клетками. А, В — клеточное строение; Б — схема строения. *Обозначения*: и.к — инициальные клетки, п.к — первичная кора, рз — ризодерма, ц.ц — центральный цилиндр, ч — чехлик, я — ядро

корней некоторых папоротников содержит не одну, а несколько призматических инициальных клеток (рис. 159 В). В этом случае внутренняя часть первичной коры развивается только из производных краевых инициалей, а наружные слои коры, как и клетки чехлика, образуются из инициалей, делящихся параллельно их основанию. Клетки, отчленившиеся от инициалей вверх, составляют будущий центральный цилиндр. В корнях плаунов инициальные клетки не выражены, но у селагинеллы из того же отдела плауновидных, они обычно имеются.

В корнях голосеменных мелкие инициальные клетки расположены во внутренней части апикальной меристемы, немного отступя от чехлика (рис. 160 Б). На продольных срезах они составляют тангентальную, чуть изогнутую пластинку. Делясь в поперечных плоскостях, эти клетки образуют внутрь клетки будущей стелы, а вниз, наружу — клетки чехлика, в средней части которого они расположены продольными рядами, составляя *столбочек* (columella) (рис. 160 А, Б).

Краевые клетки пластинчатой группы инициалей дают начало зоне будущей первичной коры, от которой выше меристематической зоны обособляется слой клеток протодермы. Строение, сходное с описанным, имеет апикальная меристема лука, но инициальные клетки расположены вплотную к чехлику.

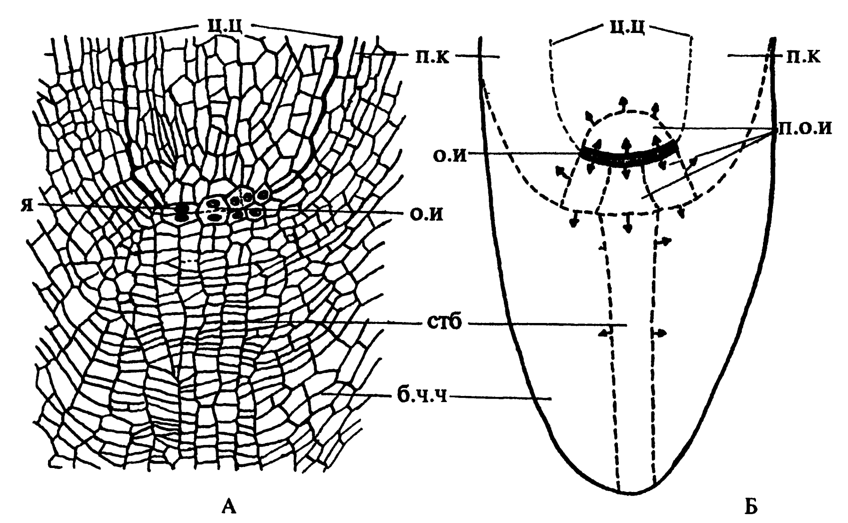


Рис. 160. Кончик корня лжетсуги в продольном разрезе: А — клеточное строение; Б — схема.

Обозначения: б.ч.ч — боковые части чехлика, о.и — общие инициали всех зон корня, п.к — первичная кора, п.о.и — производные общих инициалей, стб — столбочек, ц.ц — центральный цилиндр, я — ядро

У большинства двудольных покрытосеменных инициальные клетки расположены 3 этажами (рис. 161). Из дериватов верхнего этажа в дальнейшем образуется центральный цилиндр, клетки среднего этажа дают начало первичной коре, а нижнего — клеткам чехлика и протодерме. Этот слой называют *дерматокалиптрогеном.*

У злаков, осок, инициали которых также составляют 3 этажа (рис. 162), клетки нижнего этажа производят только клетки корневого чехлика, поэтому этот слой называют *калиптрогеном.* Протодерма обособляется от первичной коры — производной среднего этажа инициалей. Центральный цилиндр, как и у двудольных, развивается из клеток верхнего этажа.

Таким образом, разные группы растений различаются происхождением протодермы, впоследствии дифференцирующейся в ризодерму. Только у споровых архегониальных и двудольных она развивается из особого инициального слоя, у голосеменных и однодольных ризодерма оказывается дериватом первичной коры.

Очень важная особенность апикальной меристемы корня состоит также в том, что собственно инициальные клетки в нормальных условиях делятся очень редко, составляя *покоящийся центр.* Объем меристемы увеличивается за счет их производных. Однако при повреждениях кончика корня, вызванных облучением, воздействием мутагенных факторов и другими причинами,

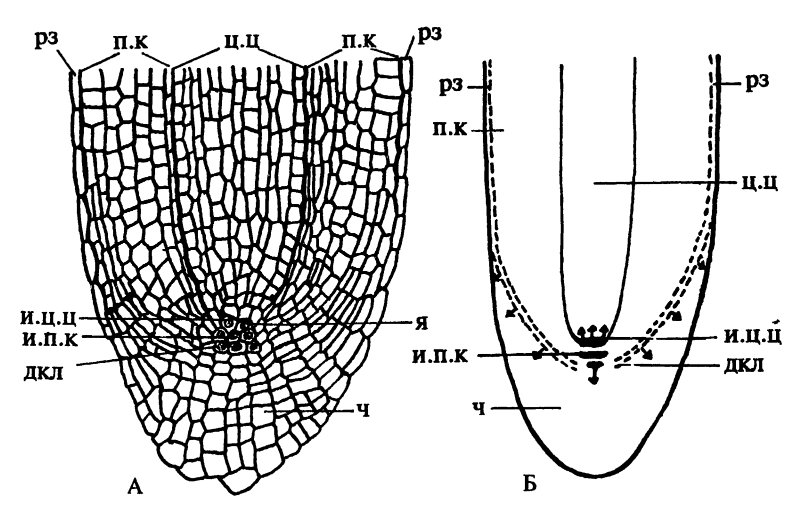


Рис. 161. Кончик корня капусты в продольном разрезе: А — клеточное строение; Б — схема.

Обозначения: дкл — дерматокалиптроген, и.п.к — инициали первичной коры, и.ц.ц — инициали центрального цилиндра, п.к — первичная кора, рз — ризодерма, ц.ц — центральный цилиндр, ч — чехлик, я — ядро

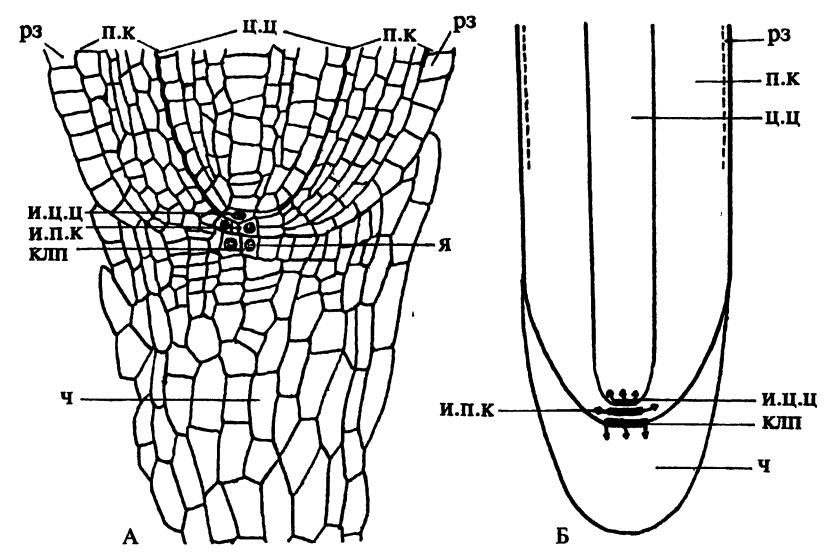


Рис. 162. Кончик корня пшеницы в продольном разрезе: А — клеточное строение; Б — схема.

Обозначения: и.п.к — инициали первичной коры, и.ц.ц — инициали центрального цилиндра, клп — калиптроген, п.к — первичная кора, рз — ризодерма, ц.ц — центральный цилиндр, ч — чехлик, я — ядро

покоящийся центр активизируется, его клетки интенсивно делятся, способствуя регенерации поврежденных тканей.

3.2. Корневой чехлик

Корневой чехлик не только защищает апикальную меристему от повреждений частицами почвы, но и облегчает рост корня в почве благодаря ослизнению поверхностных клеток. Он лишь немного короче всей меристемы общей протяженностью 0,2–1,5 мм.

Чехлик состоит из живых паренхимных клеток, содержащих крахмальные зерна, которые обычно приурочены к нижним стенкам. Возможно, они играют роль *статолитов*, обусловливающих геотропизм корня. При изменении направления его роста они перемещаются под действием силы тяжести. Эти крахмальные зерна расходуются только в крайних случаях.

Периферические клетки чехлика ослизняются и «сползают» с его поверхности, иногда ослизняются только внутренние стенки клеток, и периферический слой отделяется от остальной части чехлика в виде колпачка. Он может быть слизистым, как у мака, сурепки либо более или менее сухим, как у манника, пандануса. Слущивание периферических слоев не приводит

к утончению чехлика, его толщина восстанавливается благодаря новым клеткам, образуемым апикальной меристемой.

Ослизняющиеся клетки, окружающие кончик корня, не только притягивают воду, но и обеспечивают тесный контакт между почвой и корнем. Содержащиеся в этих клетках органические кислоты растворяют почвенные частицы, благоприятствуя продвижению корня вглубь почвы, а ферменты, осуществляющие гидролиз находящихся в ней веществ, облегчают их использование корнем. Отделившиеся от чехлика клетки содержат и некоторые балластные вещества, освобождая от них растения. В слое почвы толщиной 2–3 мм, непосредственно прилегающем к корню, развиваются многочисленные микроорганизмы, которые способствуют переводу трудно усваиваемых соединений в легко усваиваемые растением, а также синтезируют некоторые биологически активные вещества. Грибы и азотофиксирующие бактерии вступают в симбиоз с корнем, что также сказывается на улучшении питания и водообеспечения растения. Этот слой почвы, окружающий молодые корни и обогащенный микроорганизмами, называют *ризосферой*.

Таким образом, чехлик представляет собой структуру, не только выполняющую функцию защиты апикальной меристемы. Он способствует продвижению корня в почве и улучшению питания растения.

Чехлики хорошо развиты у корней с интенсивным и продолжительным апикальным ростом. У растений, произрастающих на рыхлом субстрате, в том числе и у сапротрофов, приспособившихся к питанию готовыми органическими веществами, чехликов нет. Отсутствуют они обычно и у водных растений.

3.3. Зона роста

Зона роста представляет собой участок корня от зоны деления до корневых волосков. В этой зоне клетки сильно удлиняются путем растяжения. Переход от меристематической зоны к зоне роста постепенный. Интенсивность растяжения клеток на протяжении всей зоны роста имеет характер одновершинной кривой. Близ меристематической зоны она небольшая, затем резко увеличивается, достигая максимума, а потом снова постепенно уменьшается. Такие же особенности роста свойственны и междоузлиям стебля. Однако между стеблем и корнем есть и различия. В стебле апикальный рост сочетается с интеркалярным, в корне интеркалярного роста нет.

3.4. Зона поглощения веществ и дифференциации постоянных тканей

Эта зона обычно расположена на расстоянии 0,1–10 мм от кончика корня. Общая ее протяженность у разных растений варьирует от одного до нескольких сантиметров.

Первая постоянная, хотя и недолговечная ткань, дифференцирующаяся в корне, — ризодерма, или эпиблема, несущая корневые волоски.

У некоторых папоротников ризодерма состоит из крупных бесцветных клеток с толстыми ослизняющимися оболочками, не образующих волоски, у ужовников развиваются очень редкие и короткие волоски. У большинства высших споровых и всех голосеменных растений ризодерма состоит из двух типов клеток: образующих волоски трихобластов и атрихобластов (см. гл. 5, п. 2).

Корневой волосок развивается очень быстро: у сеянцев яблони, например, — в течение 36–40 час. Длина волосков обычно составляет 0,15–8 мм, у травянистых растений они длиннее, чем у древесных. У сахарной свеклы волоски бывают длиной до 10 мм, у ясеня — 0,45–0,5 мм, у тепличных сеянцев цитрусовых они очень короткие — 0,05 мм. Волоски недолговечны. Через несколько дней они отмирают.

Число корневых волосков на 1 мм^2 волосконосной зоны зависит от индивидуальных особенностей растений, а также от влажности почвы. У гороха их обычно 232, у проростков кукурузы — 425, у сеянцев яблони — около 300. Волосков много у растений, живущих на достаточно увлажненных почвах, у водных растений они немногочисленные или отсутствуют. У кувшинки и кубышки абсорбирующая поверхность увеличивается не в результате развития волосков, а вследствие ветвления корней. Обычно волоски не развиваются на придаточных корнях некоторых луковичных растений, произрастающих на сильно увлажненном субстрате. Иногда их не бывает и у растений, развивающихся на сухих почвах, например, у шафрана, некоторых видов лютика. Волоски очень сильно увеличивают абсорбирующую поверхность корней. У сеянцев некоторых сортов яблони общее число волосков составляет 17,5 млн, их суммарная длина — 3 км, а у экземпляров пшеницы, культивируемых в благоприятных условиях, она нередко достигает 10 000 км. Волоски активно поглощают воду с растворенными в ней минеральными веществами. В меньшей степени этой способностью обладают и ниже расположенные зоны корня, что связано с большой плотностью цитоплазмы их клеток. Ионы минеральных веществ, поглощенные меристемой и зоной роста, включаются в так называемый *конструктивный обмен*, то есть эти вещества используются для синтеза аминокислот, белков и других соединений, необходимых для увеличения общего количества цитоплазмы, а ионы, поступающие в корень через волоски, попадая в дифференцирующиеся сосуды, распространяются по всему растению, осуществляя, таким образом, минеральное питание. При этом поглощение почвенных растворов и их передвижение вглубь корня происходит и по *апопласту*, то есть по межфибриллярным пространствам оболочек и межклетникам, и по *симпласту*, то есть по протопластам клеток, используя цитоплазматические коммуникации, представленные плазмодесмами (рис. 163).

Не случайно поэтому дифференциация ксилемы начинается почти одновременно с развитием корневых волосков. В этой зоне начинается восходящий ток веществ. Как и в стебле, развитие флоэмы в корне опережает

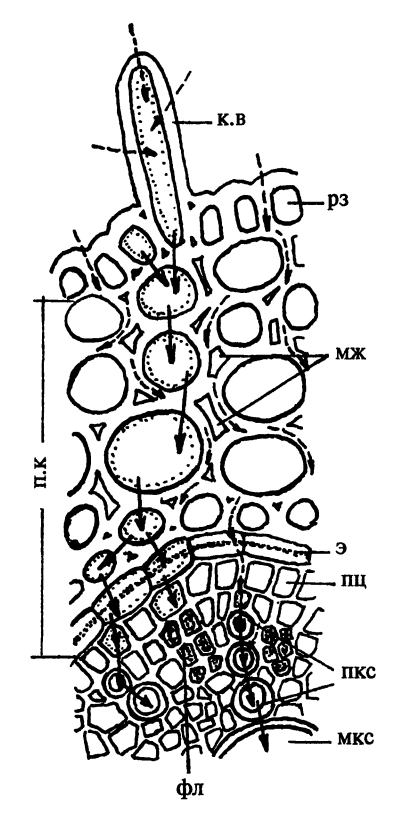


Рис. 163. Строение корня в зоне корневых волосков.
Обозначения: к.в — корневой волосок, мж — межклетники, мкс — метаксилема, п.к — первичная кора, пкс — протоксилема, пц — перицикл, рз — ризодерма, фл — флоэма, э — эндодерма с поясками Каспари. Стрелками показаны пути передвижения растворов веществ, поглощаемых из почвы. Сплошными стрелками отмечены пути прохождения растворов по симпласту, пунктирными — по апопласту

развитие ксилемы. Дифференцированные элементы этой ткани выявляются уже в зоне роста, в которой заканчивается нисходящий ток веществ, представленных продуктами ассимиляции, используемыми для синтеза химических соединений, без которых невозможно увеличение количества цитоплазмы в растущих клетках.

Развитию проводящих тканей предшествует обособление анатомо-топографических зон корня: первичной коры и центрального цилиндра, или стелы.

3.5. Зона первичного строения

Первичная кора состоит из паренхимных клеток, число слоев которых сильно варьирует. Наружный слой первичной коры после отмирания корневых волосков и сбрасывания ризодермы дифференцируется в первичную покровную ткань — *экзодерму*, а из внутреннего слоя развивается *эндодерма*.

Экзодерма (см. гл. 5, п. 1.2.), как особая ткань, клетки которой имеют опробковевшие оболочки, не выражена у споровых архегониальных растений. У семенных растений она выполняет функции защиты тканей корня от потери воды и растворенных в ней веществ, а также от проникновения в этот орган микроорганизмов. Ее строение варьирует у разных растений. У большинства двудольных, корни которых рано претерпевают вторичное утолщение, сопровождающееся отмиранием и сбрасыванием всей первичной коры, она обычно однослойная. В корнях однодольных экзодерма нередко многослойная (рис. 165 А) и содержит *пропускные* клетки, оболочки которых не опробковевают.

Эндодерма в зоне корневых волосков состоит из удлиненных тонкостенных клеток с поясками Каспари (см. гл. 7, п. 1), «опоясывающими» клетку посередине радиальных и поперечных стенок. На поперечных срезах корня пояски Каспари видны крайне редко, но обычно хорошо заметны сечения этих поясков на смежных радиальных стенках — пятна Каспари.

Так как субериноподобные вещества непроницаемы для воды, пояски Каспари препятствуют свободной диффузии ионов по оболочке, а плотное прилегание к ним плазмалеммы исключает возможность их передвижения в пространстве между нею и оболочкой. В связи с этим транспорт ионов всегда находится под контролем цитоплазмы самой клетки эндодермы.

Типичной эндодермы нет у плаунов, у представителей остальных систематических групп высших растений она может иметь разное строение.

Наличие поясков Каспари характерно для первой стадии развития эндодермы. Такую эндодерму имеют корни многих двудольных с рано начинающимся вторичным утолщением. У некоторых из них эндодерма достигает второй стадии развития, которая характеризуется отложением тонкого слоя субериноподобных веществ на внутренней поверхности всех клеточных стенок. Наконец, у однодольных растений, корни которых не имеют вторичного утолщения, эндодерма может переходить в третью стадию развития. В этом случае боковые и внутренние стенки клеток сильно утолщаются и одревесневают, их протопласты отмирают. У многих однодольных эндодерма дифференцирована на 2 типа клеток: мертвые, с U-образными утолщениями оболочек на поперечных срезах корня (см. рис. 165 В), играющие, по-видимому, механическую роль, и пропускные, осуществляющие физиологическую связь между первичной корой и центральным цилиндром. Обычно они расположены против элементов протоксилемы (рис. 165 Б). U-образные утолщения оболочек встречаются иногда и в клетках экзодермы, и в эндодерме других органов. Например, в корневищах ландыша они могут быть в клетках первичной коры, непосредственно прилегающих к эндодерме.

Средняя часть коры обычно многослойная, внутренние ее клетки у некоторых растений могут делиться периклинально, и их производные, размеры которых постепенно увеличиваются к периферии корня, растягиваясь при

этом в тангентальном направлении, располагаются радиальными рядами. У растений из влажных местообитаний, а также у многих пальм в первичной коре часто образуются рексигенные воздухоносные полости. У пальм и некоторых других растений в ней встречаются группы волокон, некоторые клетки первичной коры склерифицируются (рис. 165 В).

3.6. Стела корня

Центральный цилиндр, или стела, состоит из перицикла и сложного радиального проводящего пучка, в котором радиальные тяжи первичной флоэмы чередуются по кругу с радиальными тяжами первичной ксилемы (рис. 34 Е; рис. 165).

В корне развивается единственный тяж прокамбия. Первые элементы протофлоэмы закладываются экзархно, то есть в наружной части прокамбия. Между группами этих элементов так же экзархно закладываются элементы протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек. Дальнейшее развитие этих тканей осуществляется центростремительно: с внутренней стороны от элементов протофлоэмы и протоксилемы дифференцируются более широкопросветные элементы метафлоэмы и метаксилемы.

Тяжи ксилемы и флоэмы равномерно распределены по окружности центрального цилиндра. Число тяжей ксилемы всегда равно числу тяжей флоэмы, но у разных растений эти числа варьируют. В связи с этим различают корни *монархные* (от греч. archē — начало), имеющие по одному тяжу ксилемы и флоэмы, диархные, с двумя тяжами каждой из проводящих тканей, *триархные*, *тетрархные* и т. д. Если тяжей проводящих тканей много, проводящую систему называют *полиархной*.

Монархные корни встречаются крайне редко, они характерны для некоторых видов ужовника из отдела папоротниковидных. Наиболее распространены диархные корни. Полиархные корни свойственны, главным образом, однодольным.

От особенностей расположения элементов метаксилемы зависит общий вид центрального цилиндра на поперечном срезе корня.

В корнях лука (рис. 165), тыквы и других растений наиболее широкопросветный и самый молодой по времени образования водопроводящий элемент метаксилемы находится в центре (в зависимости от систематического положения растения он может быть представлен либо сосудом, либо трахеидой). На поперечном срезе такого корня ксилема имеет вид звезды с радиально расходящимися лучами, внутренние части которых состоят из метаксилемы, а наружные — из протоксилемы. Если корень диархный, то ксилема составляет пластинку, с каждой стороны от которой (но не по краям!) находится по одному тяжу флоэмы (см. рис. 192 А, 193 А, 194).

У некоторых растений формирование проводящих элементов происходит не по всей толщине прокамбия, а только в его наружной части. В этом

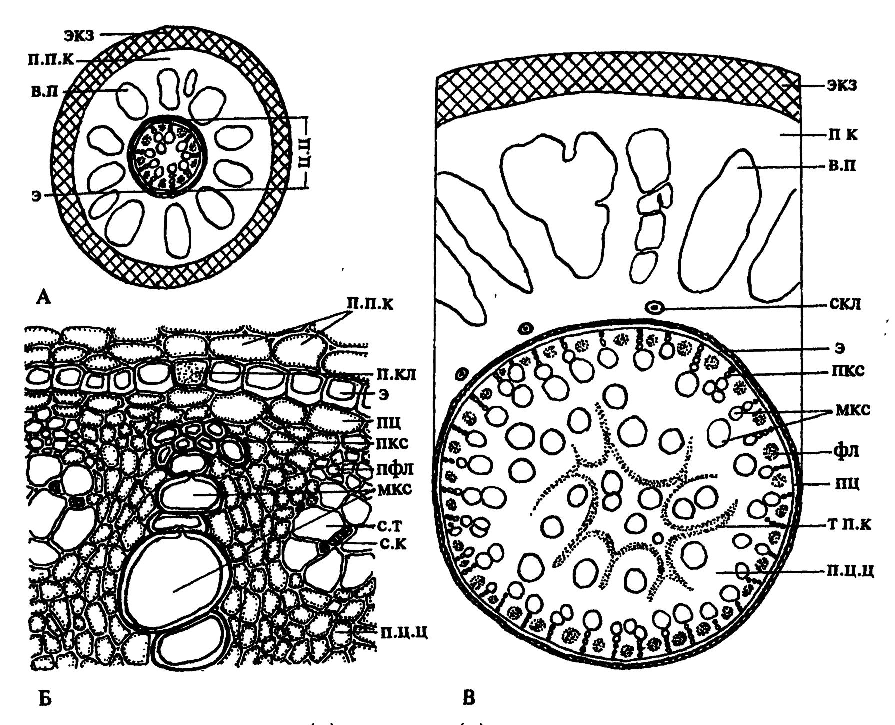


Рис. 164. Строение тонкого (А) и толстого (В) корней пальмы хамеропс на поперечных срезах и фрагмент центрального цилиндра (Б).
Обозначения: в.п — воздухоносные полости, мкс — метаксилема, п.к — первичная кора, п.кл — пропускная клетка, п.п.к — паренхимные клетки первичной коры, пфл — протофлоэма, п.ц.ц — паренхима центрального цилиндра, с.к — сопровождающая клетка, скл — склереиды, с.т — ситовидная трубка метафлоэмы, т.п.к — тяжи сплюснутых паренхимных клеток, фл — флоэма, ц.ц — центральный цилиндр, э — эндодерма, экз — экзодерма

случае внутренние клетки прокамбия дифференцируются в паренхимные клетки (кукуруза) или в волокна, оболочки которых впоследствии утолщаются и одревесневают (ирис). Эту внутреннюю часть центрального цилиндра нельзя называть по аналогии со стеблем сердцевиной, так как сердцевина стебля развивается из основной меристемы — производной медуллярной зоны конуса нарастания побега, а в корне она имеет прокамбиальное происхождение.

В корнях пальм (рис. 164 В) и некоторых других растений с полиархной проводящей системой во внутренней паренхиме или механической ткани центрального цилиндра могут быть и диффузно расположенные, местами контактирующие широкопросветные элементы метаксилемы. Некоторые

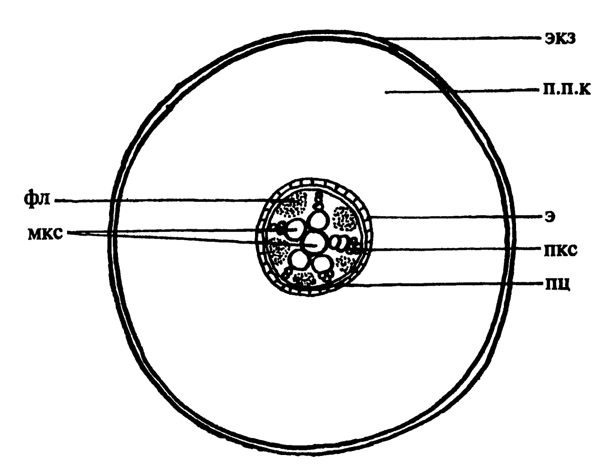


Рис. 165. Строение корня лука репчатого на поперечном срезе (схема).
Обозначения: мкс — метаксилема, пкс — протоксилема, п.п.к — паренхима первичной коры, пц — перицикл, фл — флоэма, экз — экзодерма, э — эндодерма

из них примыкают к коротким радиальным тяжам ксилемы, находящимся в наружной части стелы.

Ксилема и флоэма состоят не только из проводящих элементов. В состав флоэмы входят паренхимные клетки. У бобовых, мальвовых и представителей других семейств цветковых в протофлоэме обычно развиваются волокна (см. рис. 167). В ксилеме могут быть элементы либриформа и мелкие паренхимные клетки, которые с возрастом одревесневают.

Перицикл, окружающий систему проводящих тканей, состоит из мелких живых тонкостенных клеток. Его толщина варьирует у разных растений. Многослойный перицикл встречается в корнях гинкго, саговника, принадлежащих к голосеменным растениям, а также в корнях грецкого ореха, хмеля, агавы, драцены из покрытосеменных. Некоторые хвойные имеют двуслойный перицикл, у большинства растений он однослойный (рис. 164 Б; 165). У злаков он не развивается против тяжей первичной ксилемы. У некоторых растений перицикл имеет неоднородное строение из-за развития в нем вместилищ выделений. Они характерны для некоторых хвойных, а из покрытосеменных — для представителей семейств зонтичных, аралиевых. У этих растений в перицикле, обычно против тяжей ксилемы, образуются схизогенные вместилища выделений.

В старых корнях однодольных все или отдельные группы клеток перицикла могут одревесневать, такой перицикл выполняет механическую роль.

Анатомическое строение корня тесно связано с поглощением из почвы воды, которая должна кратчайшим путем достичь проводящей системы.

Эта взаимосвязь структуры и функции наиболее четко выражена на всем протяжении зоны корневых волосков.

Для укорочения радиального тока воды из корневого волоска в ксилему важное значение имеют следующие особенности анатомического строения корня.

1. Сравнительно небольшая толщина первичной коры, которая у некоторых растений представлена лишь одним, как у вереска, или двумя, как у черники, слоями клеток, хотя у многих растений она довольно широкая.

2. Редукция перицикла до одного слоя клеток и отсутствие его против тяжей ксилемы, как у злаков.

3. Расположение проводящих тканей чередующимися радиальными тяжами. В этом случае ксилема непосредственно примыкает к перициклу, а не отделена от него флоэмой, как в стеблях с коллатеральными проводящими пучками.

4. Экзархное заложение протоксилемы, целесообразность которого объясняется не только сокращением пути передвижения воды из корневого волоска через кору в проводящую систему. Большая часть оболочек протоксилемы не подвергается утолщению и способна поглощать воду из прилегающих клеток (в листьях элементы протоксилемы, наоборот, отдают воду клеткам мезофилла через тонкие участки оболочек). Таким образом, восходящий ток воды у растений начинается в зоне корневых волосков и заканчивается в мельчайших жилках листьев.

4. Структурная целостность проводящей системы молодого растения

Жизнь растения невозможна без постоянного поступления во все его органы воды и других элементов питания. Для этого оно должно иметь единую проводящую систему, по которой происходило бы передвижение водных растворов минеральных и органических веществ. Однако проводящие системы побега и корня довольно существенно различаются топографией ксилемы и флоэмы и некоторыми особенностями их развития, наиболее четко выраженными у семенных растений.

1. На развитие проводящей системы стебля непосредственное влияние оказывают листья, точнее, их зачатки, в основании которых закладываются тяжи прокамбия, развивающиеся впоследствии акропетально — в будущий лист и базипетально — вниз по стеблю. Таким образом, первичная проводящая система стебля складывается из листовых следов, расположение которых неодинаково у разных растений. На формирование проводящей системы корня взрослой особи боковые органы не влияют, и прокамбий всегда бывает осевым.

2. Проводящие пучки стебля и листьев коллатеральные, реже — биколлатеральные, в обоих случаях флоэма и ксилема расположены на одних и тех же радиусах. Проводящая система корня имеет радиальное строение: флоэма не примыкает к ксилеме ни с наружной, ни с внутренней сторон, ее тяжи находятся между тяжами ксилемы, то есть эти ткани расположены на разных радиусах.

3. В стеблях семенных растений протоксилема закладывается эндархно, в корнях — экзархно, протофлоэма всегда экзархно.

Эти различия в строении проводящей системы должны были бы затруднять перемещение веществ между подземными и надземными органами. Однако этого не происходит, так как стебель и корень разделены переходной зоной — *гипокотилем*, на протяжении которого осуществляется изменение проводящей системы от стеблевого типа строения к корневому. На развитие проводящей системы главного корня *проростка* оказывают влияние пучки, входящие в гипокотиль из семядолей (*семядольные следы*), продолжающиеся базипетально, в корень. В верхней части гипокотиля к ним причленяются следы листьев формирующегося побега.

Последовательные стадии происходящего в гипокотиле проростка перехода от коллатерального к радиальному расположению проводящих тканей у разных растений показаны на рис. 166 (ряды I–IV). Один из наиболее простых вариантов строения гипокотиля на серии поперечных срезов характерен для люпина (рис. 166, ряд II).

Из семядолей в верхнюю часть гипокотиля входит четыре коллатеральных проводящих пучка (семядольные следы у люпина двухпучковые) (II-А).

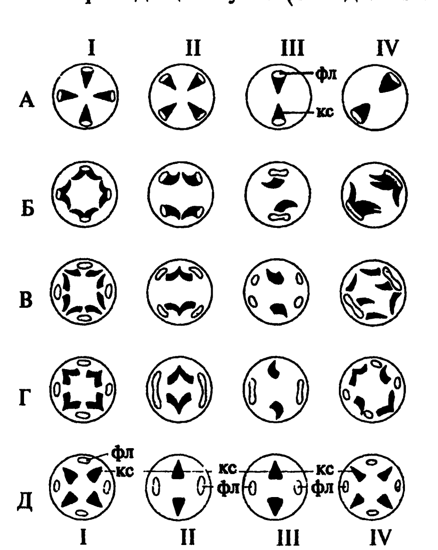


Рис. 166. Разные типы перехода от коллатерального строения проводящих пучков в семядольных узлах проростков двудольных растений к радиальным пучкам корней (А–Д).
Обозначения: кс — ксилема, фл — флоэма

Ниже тяжи ксилемы этих пучков искривляются (II-Б) и, несколько перемещаясь относительно продольной оси органа, попарно соединяются протоксилемными полюсами (II-В). Их дальнейшее сближение приводит к образованию двух тяжей ксилемы с экзархной протоксилемой (II-Г). Изменение конфигурации тяжей флоэмы начинается позднее преобразования ксилемы. 4 тяжа флоэмы попарно соединяются (II-Г), образуя 2 тяжа, каждый из которых располагается между двумя тяжами ксилемы. Таким образом, в корне люпина формируется диархный проводящий пучок (II-Д).

Наиболее сложен переход проводящей системы от стеблевого типа к корневому у однодольных растений с полиархной проводящей системой в корнях.

Необходимо иметь в виду, что особенности строения проводящей системы на сериях поперечных срезов гипокотиля демонстрируют не процесс преобразования ее структуры, а отдельные, законченные стадии развития в определенной части переходной зоны проростка. Дифференцированные ткани, естественно, не могут менять свое положение. Так как они возникают из прокамбия, то образование в проростке стеблевого, корневого или переходного между ними типов строения проводящей системы связано, главным образом, с направлением развития метаксилемы. Именно от него зависит, окажется ли протоксилема экзархной или эндархной.

Протяженность осевой части проростка с проводящей системой переходного от стеблевого к корневому типа может быть ограничена только основанием гипокотиля или продолжаться выше семядолей, захватывая 1–2 нижних междоузлия побега, что чаще всего бывает у растений с подземным прорастанием.

Связь с семядольными следами имеет проводящая система только главного корня, развивающегося из корешка зародыша. В боковых и тем более в придаточных корнях проводящая система развивается из осевого прокамбия.

5. Вторичное утолщение корня

Корни споровых архегониальных и однодольных растений в течение всей жизни сохраняют первичное строение. Для корней голосеменных и двудольных характерно *вторичное утолщение*, обусловленное деятельностью рано закладывающегося камбия. Образование камбия связано с тангентальными делениями тонкостенных клеток, расположенных с внутренней стороны от каждого флоэмного тяжа (рис. 167, 168 Б). Камбий развивается как однослойная меристема, которая на поперечных срезах корня расположена сначала отдельными, вогнутыми внутрь дугами; их число соответствует числу тяжей первичной ксилемы или первичной флоэмы. Протяженность камбиальных дуг увеличивается вследствие образования на их концах новых

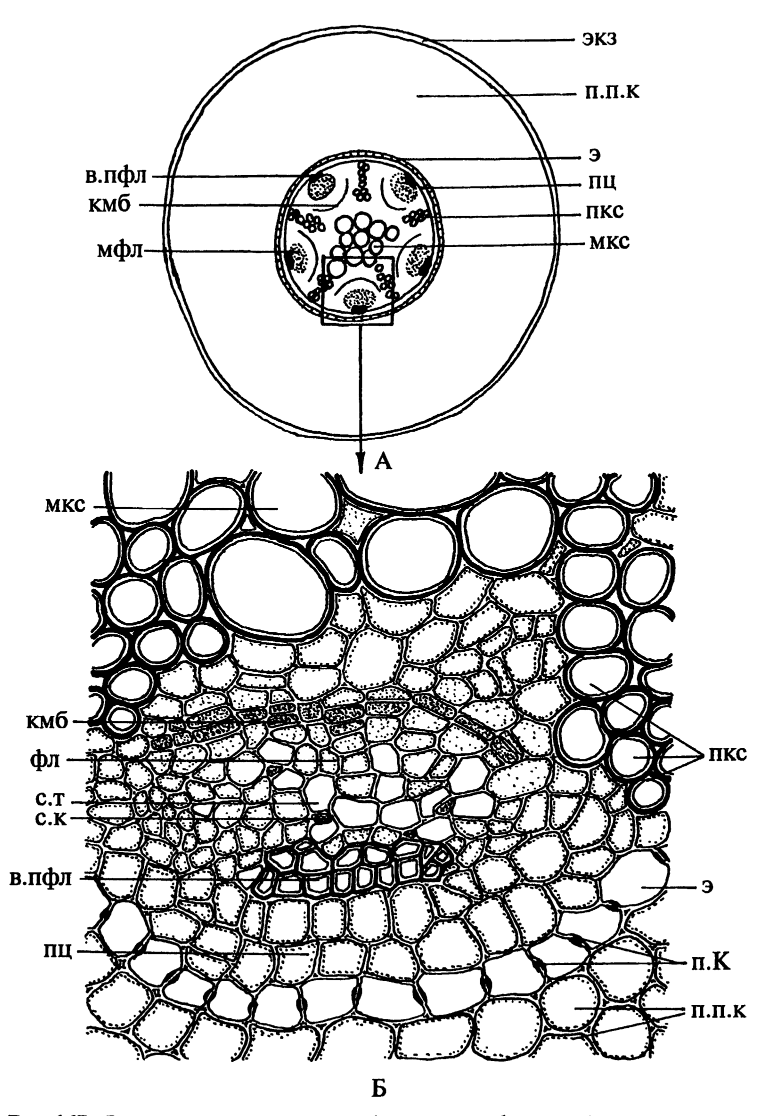


Рис. 167. Заложение пучкового камбия в корне фасоли: А — схема первичного строения корня; Б — фрагмент клеточного строения.
Обозначения: в.пфл — волокна протофлоэмы, кмб — камбий, мкс — метаксилема, п.К — перерезанный поясок Каспари, пкс — протоксилема, п.п.к — паренхима первичной коры, пц — перицикл, с.к — сопровождающая клетка, с.т — ситовидная трубка, э — эндодерма, экз — экзодерма

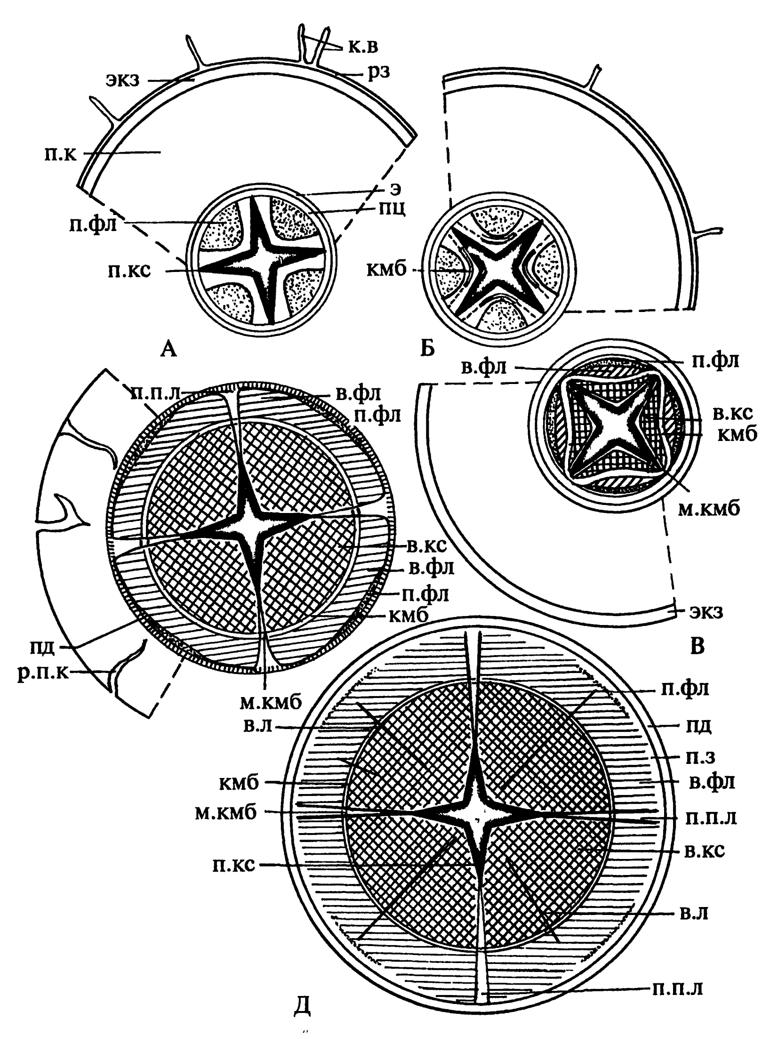


Рис. 168. Стадии вторичного утолщения корня двудольного растения (А–Д).

Обозначения: в.кс — вторичная ксилема, в.л — вторичный флоэмно-ксилемный луч, в.фл — вторичная флоэма, к.в — корневые волоски, кмб — пучковый камбий, м.кмб — межпучковый камбий, пд — перидерма, п.з — паренхимная зона, п.к — первичная кора, п.кс — первичная ксилема, п.п.л — первичный паренхимный луч, п.фл — первичная флоэма, пц — перицикл, рз — ризодерма, р.п.к — разрыв первичной коры, э — эндодерма, экз — экзодерма

клеток. Когда дуги камбия достигнут перицикла, его клетки тоже начинают делиться, образуя клетки, соединяющие отдельные дуги камбия. В результате формируется сплошной слой латеральной меристемы, имеющий извилистые очертания (рис. 168 В). В функциональном отношении этот слой неоднороден. Части, огибающие с внутренней стороны флоэмные тяжи, составляют *пучковый камбий*, а части перициклического происхождения, огибающие снаружи радиальные тяжи первичной ксилемы, — *камбий межпучковый*.

Деятельность пучкового камбия начинается еще до образования сплошного слоя камбия. Вследствие тангентальных делений его клетки отчленяют внутрь элементы вторичной ксилемы, наружу — элементы вторичной флоэмы. Развивающаяся вторичная ксилема, которой всегда бывает больше, чем вторичной флоэмы, оттесняет камбий наружу, первоначально вогнутая дуга камбия выпрямляется и вскоре становится выпуклой (рис. 168 Г).

В результате деятельности пучкового камбия снаружи от первичной ксилемы, между ее радиальными тяжами формируются *проводящие пучки*, самую внутреннюю часть которых составляет вторичная ксилема, а самую наружную — остатки первичной флоэмы, под ней находится вторичная флоэма, отделенная от вторичной ксилемы камбиальной зоной. Таким образом, по расположению проводящих тканей эти пучки сходны с открытыми коллатеральными пучками стеблей, отличаясь от них, однако, отсутствием первичной ксилемы, расположенной в промежутках между пучками (рис. 168 Г).

Межпучковый камбий образует только паренхимные клетки, радиальные слои которых, отходящие от тяжей первичной ксилемы, разделяют проводящие пучки. Эти радиальные слои клеток похожи на широкие сердцевинные лучи стеблей с пучковым строением центрального цилиндра, однако их называют не сердцевинными, а *паренхимными лучами*, так как в корне сердцевины, как таковой, нет. Паренхимные лучи, образуемые межпучковым камбием — это изначальные («первичные») лучи (рис. 168 Д). В старых корнях многих растений, особенно древесных, образуются и лубо-древесинные («вторичные») лучи — производные лучевых инициалей пучкового камбия (рис. 168 Д).

Утолщение центрального цилиндра корня коррелирует с изменениями, происходящими в его коровой части. *В перицикле* закладывается не только межпучковый камбий, но и пробковый камбий — *феллоген*, образующий наружу пробку, а внутрь — феллодерму (рис. 168 Г). Таким образом, вокруг проводящих тканей развивается перидерма. У многих растений под феллодермой находится паренхимная зона, участвующая в хранении запасаемых веществ. Ее клетки возникают из перицикла до начала деятельности феллогена (рис. 168 Д; 169).

Так как пробка, подстилающая эндодерму, газо- и воздухонепроницаема, нарушается физиологическая связь между центральным цилиндром

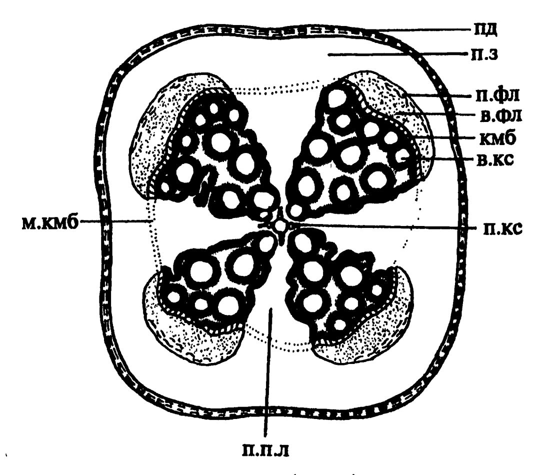


Рис. 169. Вторичное строение корня тыквы (схема).
Обозначения: в.кс — вторичная ксилема, в.фл — вторичная флоэма, кмб — пучковый камбий, м.кмб — межпучковый камбий, пд — перидерма, п.з — паренхимная зона, п.кс — первичная ксилема, п.п.л — первичный паренхимный луч, п.фл — первичная флоэма

и первичной корой, клетки которой постепенно отмирают; омертвевшая первичная кора, включая эндодерму, не выдерживающая давления разрастающихся проводящих тканей и перидермы, местами разрывается (рис. 168 Г) и впоследствии опадает. После удаления первичной коры покровной тканью корня становится пробка.

Корни со слабым вторичным утолщением могут сохранять первичную кору продолжительное время, как у воронца, вьюнка, лютика.

Вторичные проводящие ткани в корнях состоят из тех же элементов, что и в стеблях.

Годовые приросты древесины в корнях деревьев тоньше, чем в стволах и ветвях, границы между ними выражены нечетко. В корнях хвойных трахеиды более крупные, чем в надземных органах, их стенки богаче порами, которые нередко расположены в несколько рядов. В корнях лиственных пород трахеи и трахеиды тонкостенные, широкопросветные и более многочисленные, распределены они равномернее, чем в стволах и многолетних ветвях. В корнях всегда больше тяжевой паренхимы и меньше либриформа. Лучи не строго радиальные, тиллы образуются значительно реже, чем в стволовой древесине, типичная ядровая древесина бывает редко.

По степени развития механических элементов в лубе, толщине перидермы корни уступают надземным органам.

Эти различия в строении осевых органов объясняются функциональными особенностями, так как стебель приспособлен к поддержанию обширной

листовой поверхности в относительно сухом воздухе, а корень — к укреплению растения в более или менее влажном субстрате и отложению запасных веществ.

Корни однодольных не подвержены вторичному утолщению, однако, у некоторых древовидных растений, например, у драцены, оно происходит так же, как и в стебле. Камбиеподобная меристематическая зона закладывается у одних видов в перицикле, у других — в первичной коре. Эта многослойная меристема производит наружу только паренхиму, а внутрь — паренхиму с расположенными в ней амфивазальными проводящими пучками. У некоторых видов меристема вторичного утолщения, образовав небольшое количество вторичных тканей, превращается в ткань, состоящую из толстостенных клеток, а снаружи от нее, в первичной коре, закладывается новая меристематическая зона, функционирующая более продолжительное время.

6. Развитие боковых и придаточных корней

Как и ветвление стебля, ветвление корня увеличивает общую площадь поверхности подземной части растения, что благоприятно сказывается на его водообеспеченности и питании.

Существует 2 типа ветвления корней: *дихотомическое*, характерное для большинства плауновидных, некоторых папоротников, и *моноподиальное*, свойственное всем семенным растениям.

Дихотомическое ветвление начинается с разделения внутренней части апикальной меристемы, дающей начало центральному цилиндру. Вслед за разделением стелярных инициалей, разделяются на 2 части и инициали первичной коры, чехлик, и на поверхности корня появляются 2 супротивных бугорка, каждый из которых дает начало корешку. Дихотомирующий кончик корня обычно вздут и, следовательно, испытывает сопротивление со стороны почвы. Вероятно поэтому растения с дихотомически ветвящимися корнями растут на рыхлых почвах или на влажном глинистом грунте. На более плотных почвах обычно произрастают растения с моноподиально ветвящимися корнями, у которых в образовании зачатков боковых корней участвует стелярная часть корня, сохраняющая меристематическую активность и расположенная выше зоны поглощения веществ. Таким образом, переход от дихотомического ветвления к моноподиальному был связан, во-первых, с более поздним заложением зачатков боковых корней, и, во-вторых, с их развитием близ основания корня. Эти особенности ветвления корня имеют важное биологическое значение. При развитии зачатка любого органа всегда происходит локальное разрастание меристемы в толщину. Если бы зачатки боковых корней появлялись в зоне растяжения или поглощения веществ, это удлиняло бы радиальный путь водных растворов от корневого

волоска до элементов ксилемы. Заложение зачатков боковых корней ближе к основанию корня не отражается на его деятельности как органа поглощения воды с растворенными в ней минеральными веществами, так как восходящий и нисходящий токи веществ уже существуют. Эндогенным заложением зачатков боковых корней достигается также их защита со стороны периферических тканей главного корня.

У большинства растений зачатки боковых корней закладываются в *перицикле*, но у некоторых папоротников — в эндодерме.

Появлению зачатка бокового корня предшествуют периклинальные и более редкие антиклинальные деления нескольких клеток перицикла, что приводит к развитию небольшого бугорка. Дальнейшее увеличение его размеров сопровождается обособлением на его конце группы мелких активно делящихся клеток будущей апикальной меристемы. Клетки главного корня, обрамляющие зачаток бокового корня, разрастаются и делятся, преимущественно антиклинально, образуя *корневой кармашек* (рис. 170 А, 1–3). В его формировании может участвовать только эндодерма, либо эндодерма и прилегающая к ней ткань первичной коры. У некоторых растений корневой кармашек достигает большой толщины, у других — он однослойный, иногда его совсем нет. Степень развития корневого кармашка тесно связана со скоростью формирования корневого чехлика: чем раньше он образуется, тем обычно тоньше кармашек. В связи с этим можно предполагать участие кармашка в растворении клеток первичной коры, что способствует росту корня. При выходе на поверхность кармашек разрывается и сбрасывается.

В локализации зачатков боковых корней существует определенная закономерность. У двудольных они чаще всего развиваются против лучей первичной ксилемы (рис. 170 Б, 1), у однодольных, например, у злаков, осок и ситников, — против тяжей флоэмы (рис. 170 Б, 3). В диархных корнях они закладываются между тяжами ксилемы и флоэмы (рис. 170 Б, 2).

В двух первых случаях число продольных рядов боковых корней будет соответствовать числу тяжей ксилемы или флоэмы, в последнем случае их будет вдвое больше.

Развитие анатомической структуры бокового корня осуществляется так же, как и главного. Связь их проводящих систем устанавливается по мере развития особых соединительных клеток — производных перицикла, которые дифференцируются в трахеальные и ситовидные элементы, причленяющиеся к соответствующим элементам обоих корней.

Не все зачатки боковых корней продолжают дальнейшее развитие. Некоторые из них отмирают, некоторые задерживают развитие, превращаясь в спящие. Такие корни могут тронуться в рост спустя какое-то, иногда довольно продолжительное время.

20 Зак. 53

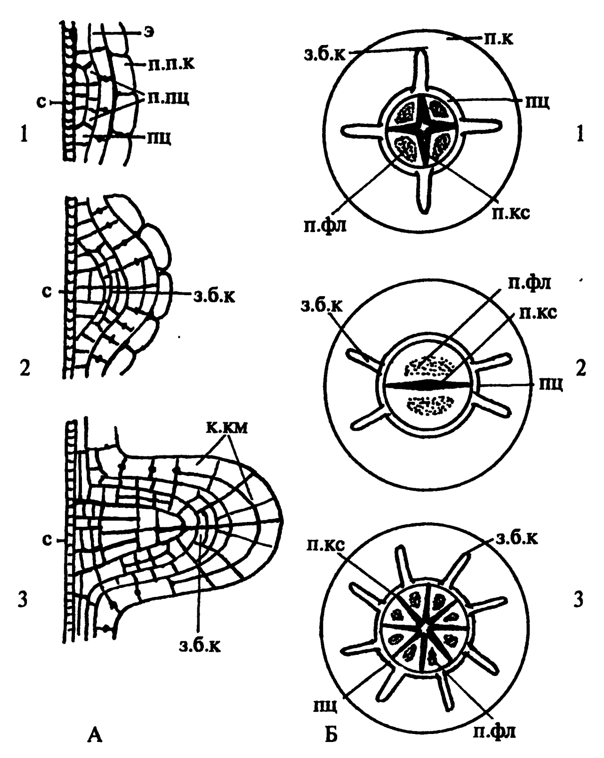


Рис. 170. Начальные стадии развития (А) и места заложения боковых корней (Б). *Обозначения*: з.б.к — зачатки боковых корней, к.км — корневой кармашек, п.к — первичная кора, п.кс — первичная ксилема, п.п.к — паренхимные клетки первичной коры, п.пц — производные перицикла, п.фл — первичная флоэма, пц — перицикл, с — сосуд первичной ксилемы, э — эндодерма

Таким образом, в процессе корнеобразования перицикл играет важнейшую роль. С возрастом он утрачивает эту способность и у некоторых однодольных, как уже было отмечено (гл. 10, п. 3.6), может склерифицироваться, превращаясь в механическую ткань.

Типичные боковые корни закладываются в перицикле при первичном строении главного корня. У голосеменных и двудольных покрытосеменных растений новые корни развиваются и на поверхности старых, вторично утолщенных корней. Эти корни могут закладываться в камбиальной зоне, в месте ее пересечения лубо-древесинными лучами, как у яблони, тополя, в феллогене, как у щавелька, Иван-чая. Часто они развиваются около придаточных почек или в других местах, где имеются живые ткани.

Так как эти корни нельзя называть боковыми, которые закладываются только в перицикле, Н. С. Воронин относит их к категории *придаточных*

корней на корнях, противопоставляя их придаточным корням, образующимся на других органах растений.

Стеблевые придаточные корни могут закладываться и эндогенно, и экзогенно. Начало этим корням дают клетки сердцевинных лучей, камбиальной зоны, флоэмы, феллогена, феллодермы и других живых тканей. Места их заложения нередко варьируют даже у одного и того же растения. Придаточный корень, растущий в глубине материнского органа, также окружен корневым кармашком.

Развитие постоянных тканей и соединение проводящих систем придаточного корня и несущего его органа имеет много общего с развитием боковых корней.

Корни способны образовывать не только корни, но и придаточные почки, что определяет их участие в вегетативном размножении. Придаточные почки могут быть *экзогенными* и *эндогенными*. В первом случае они обычно закладываются в феллогене, феллодерме или наружных слоях первичной коры, во втором случае — в перицикле, камбиальной зоне, в разрастающихся лубо-древесинных лучах и других тканях стебля. Соединение проводящих систем почки и корня происходит аналогично соединению проводящих систем главного и боковых корней.

Глава 11

Влияние внешних условий на строение растений

В процессе эволюции растения выработали ряд важных приспособлений к жизни в определенных экологических условиях, создаваемых совокупностью действующих одновременно, но разных по характеру факторов: климатических, почвенных, рельефа и других. Их оптимальное соотношение способствует выработке у растений динамического соответствия между общим морфо-физиологическим уровнем и приспособительными реакциями к ведущим условиям среды — адаптацию.

Из климатических факторов важнейшее значение в жизни растений имеют свет, температура, влажность, состав и движение воздуха. Эти и другие факторы внешней среды тесно связаны между собой, и изменение одного из них неизбежно влечет изменение других. Уменьшение освещения, например, вызывает и понижение температуры и повышение влажности. Поэтому выяснить, как влияет тот или иной отдельный фактор на растение в природной обстановке, можно лишь учитывая продолжительность и повторяемость его действия в течение всей жизни растения и многих поколений его потомков. Только продолжительные и регулярно повторяющиеся воздействия приводят к выработке у растений приспособительных реакций, обеспечивающих их существование в определенных условиях, поддерживая высокий «коэффициент полезного действия» всех процессов жизнедеятельности. Видимое проявление этих реакций состоит в изменении морфолого-анатомической структуры всего растения или его отдельных органов, из которых наиболее экологически пластичен лист.

1. Растения и свет

Свет — один из важнейших факторов внешней среды, без которого вообще невозможно существование фотоавтотрофных растений; они приспосабливаются к максимальному поглощению световой энергии, источником которой служат солнечные лучи, увеличением листовой поверхности и ориентацией листьев.

По отношению к свету растения делят на 3 группы:

1. *Светолюбивые*, которые могут жить только при хорошем освещении и не выдерживают затенение. Это растения открытых солнечных местообитаний. Их много в степях, пустынях, полупустынях. Из растений, произрастающих в лесной зоне, к ним относят очиток едкий, молодило, мать-и-мачеху, незабудку песчаную и другие.

2. *Тенелюбивые* растения довольствуются слабым освещением. Это многие лесные папоротники и цветковые растения: кислица, майник, вороний глаз, недотрога. Сильного освещения они обычно не выносят.

3. *Теневыносливые* растения способны существовать в тенистых местах, но лучше развиваются при хорошем освещении. К этой группе принадлежит большинство растений лесной зоны. По морфолого-анатомической структуре они занимают промежуточное положение между светолюбивыми и тенелюбивыми растениями.

При недостатке света у светолюбивых растений образуются побеги с удлиненными междоузлиями, в темноте развиваются этиолированные побеги, в которых очень мало хлорофилла. Такие побеги возникают, в частности, у клубней картофеля при их длительном хранении. У растений с прикорневой розеткой листьев при слабом освещении удлиняются, главным образом, нижние междоузлия, и листорасположение становится явно спиральным. При очень ярком освещении, наоборот, развиваются низкорослые розеточные растения, широко распространенные в высокогорье. Стебли светолюбивых отличаются от стеблей тенелюбивых растений более сильным развитием проводящих и механических тканей. Древесные растения в густых насаждениях вытянуты вверх, стволы их обычно тоньше, чем у растений одиночных и растущих в редких насаждениях. У теневыносливых деревьев, например, у ели, крона начинается близ основания ствола, такие растения слабо пропускают свет. У светолюбивых лиственных деревьев кроны ажурные, как у березы, ясеня, осины, у теневыносливых — более плотные, как у бука, конского каштана. Для них характерна листовая мозаика. Одностороннее освещение древесных растений, растущих на опушках леса, вызывает такое же одностороннее развитие кроны и формирование более широких годовых приростов древесины на освещенной стороне ствола. На одностороннее освещение растения реагируют также изгибами побегов в сторону света (фототропизм).

У светолюбивых растений листья часто ориентированы под углом к горизонтальной плоскости, поэтому они поглощают лишь скользящие лучи света; у эвкалипта они расположены почти вертикально. Листья некоторых светолюбивых растений в полдень, при очень сильном прямом освещении, меняют ориентацию, их пластинки повертываются ребром к солнечным лучам, избегая чрезмерного нагревания. У тенелюбивых растений листья обращены к свету плоской стороной. При попадании на них яркого света они опускаются вниз, как у кислицы.

Листья, развивающиеся при разной интенсивности освещения, различаются размерами, плотностью листовых пластинок и особенностями их анатомического строения. Это позволяет говорить о *«световых»* и *«теневых»* листьях (рис. 171). Теневые листья обычно крупнее световых и имеют более тонкие и нежные пластинки. Световые листья отличаются от теневых наличием более мощной кутикулы, воскового налета или опушения, что способствует отражению солнечных лучей и предохраняет листья от перегревания. Клетки всех тканей, слагающих пластинки световых листьев, мельче, чем у теневых.

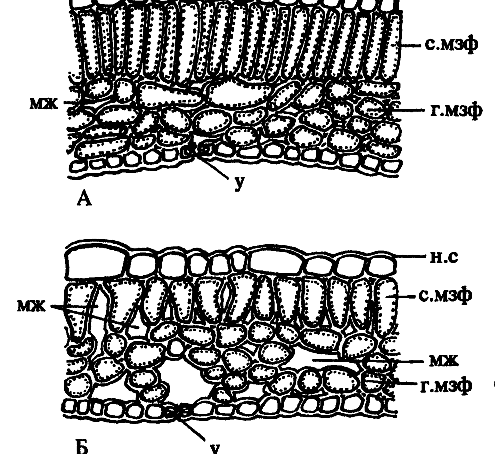


Рис. 171. Строение светового (А) и теневого (Б) листьев герани лесной.
Обозначения: г.мзф — губчатый мезофилл, мж — межклетники, н.с — наружные стенки эпидермальных клеток с кутикулой, с.мзф — столбчатый мезофилл, у — устьица

Основные клетки эпидермы световых листьев всегда с толстыми наружными стенками, их боковые (антиклинальные) стенки ровные или слабо извилистые. В этих листьях хорошо развиты механические ткани, поэтому они обычно упругие и плотные. Мезофилл световых листьев четко дифференцирован на столбчатый и губчатый (рис. 171 А). Наряду с бифациальными нередко встречаются и изолатеральные листья.

Теневые листья обычно голые или очень слабо опушенные. Они имеют тонкую кутикулу без воскового налета. Наружные стенки основных эпидермальных клеток менее утолщены, чем у световых листьев, а их боковые стенки сильно извилистые. Механических тканей мало, в мезофилле много межклетников. Преобладание у теневых листьев губчатого мезофилла коррелирует с особенностями их пигментного состава. Если у световых листьев содержание хлорофилла «а» значительно превышает содержание хлорофилла «b», то у теневых листьев доля хлорофилла, характеризующегося

наибольшей фотосинтетической активностью, существенно меньше. В то же время у них больше каротиноидов.

Различия между этими анатомическими типами листьев состоят также в степени развития проводящей системы и плотности устьиц на единицу поверхности. У световых листьев сеть жилок более плотная, устьица мелкие, многочисленные, что несомненно связано с интенсивным фотосинтезом и транспирацией. По протяженности жилок и числу более крупных устьиц, расположенных преимущественно на нижней стороне пластинки, теневые листья значительно уступают световым.

На строение листа влияет и характер освещения, которое было во время формирования почек, то есть в предыдущий вегетационный период. Если оно происходило при недостаточном освещении, то побеги, которые разовьются из этих почек на следующий год, будут иметь листья с теневой структурой, даже если они окажутся хорошо освещенными.

Теневые листья, анатомически менее дифференцированные, чем световые, как правило, свойственны молодым растениям, световые листья появляются у растений более старшего возраста.

Строение листовой пластинки зависит от ярусности листа, то есть от его положения на побеге: листья, находящиеся в его основании, имеют теневую структуру, а у выше расположенных листьев, развивающихся при более благоприятном освещении, она постепенно становится световой (закон Заленского).

Дифференциация листьев на световые и теневые свойственна и травянистым, и древесным растениям: листья, расположенные в верхней части кроны или на ее периферии, лучше освещены и имеют световую структуру, а листья, находящиеся внизу и в глубине кроны, — теневую.

Световые и теневые листья одного растения имеют разное число устьиц, приходящихся на единицу их поверхности, однако по отношению числа замыкающих клеток к общему числу эпидермальных клеток различий между этими листьями практически нет. Это отношение называют *устьичным показателем*, устьичным индексом или устьичным коэффициентом. Его определяют по формуле:

$$K = \frac{S}{E + S} \times 100\,\%,$$

где S — число замыкающих клеток устьиц, E — число основных клеток эпидермы на той же площади. Устьичный индекс, выраженный в процентах, — величина, постоянная не только для листьев одного побега или всего растения, но и для всех особей какого-либо вида, произрастающих в тех же условиях. Устьичные индексы растений одного вида, но растущих в разных условиях обитания, различны.

Приспособления растений к световому режиму проявляются не только в их анатомо-морфологических особенностях, но и в перестройке жизненных

процессов, позволяющей им избегать неблагоприятное для них затенение. Так, в регионах с сезонным климатом многие травянистые растения листопадных лесов активную жизнедеятельность проявляют только весной, когда на деревьях нет листьев, и хорошая освещенность благоприятствует их развитию. После олиствения деревьев, когда под пологом леса интенсивность освещения резко падает, эти растения заканчивают вегетацию и переходят в состояние покоя, для переживания которого служат подземные видоизменения побегов — корневища, клубни, луковицы. Эти растения, называемые *эфемероидами*, в лесной зоне представлены хохлаткой, гусиным луком, ветреницей, пролеской и другими.

Таким образом, реакции растений на световой режим проявляются поразному: либо путем преобразования морфолого-анатомической структуры, либо путем изменения ритма развития, но в любом случае они связаны с перестройкой функциональных процессов.

2. Растения и вода

Вода, как и свет, в жизни растений имеет огромное значение. Без нее невозможны их рост и развитие, осуществление фотосинтеза, транспирации и других физиолого-биохимических процессов. Вещества, необходимые для питания, растения получают и транспортируют в виде водных растворов. Не случайно поэтому растения на 40–90 % состоят из воды. Она больше, чем другие факторы среды обитания, определяет внешний облик растений и их анатомическое строение. Экологическое значение воды тесно связано и с действием других факторов: ветра, температуры, света, характера почвы.

Растения используют и почвенную, и атмосферную воду, источником которой служат роса, снег и дождь. Не все растения одинаково реагируют на избыток или недостаток влаги. По этому признаку их обычно делят на 4 основные группы:

1. *Гидрофиты* — растения, живущие в воде. Нередко эту группу подразделяют на 2: гидатофиты, полностью погруженные в воду, и собственно гидрофиты — растения, прикрепленные к субстрату, с выступающими над поверхностью воды верхними частями вегетативных побегов, соцветиями и цветками.
2. *Гигрофиты* — растения влажных местообитаний, не выносящие водного дефицита.
3. *Мезофиты* — растения умеренно-влажных, умеренно-теплых местообитаний с хорошим минеральным питанием. Они характеризуются ограниченной способностью к перенесению сухости атмосферы и почвы.

4. *Ксерофиты* — растения сухих местообитаний, выдерживающие значительный недостаток влаги и сохраняющие при этом нормальную жизнедеятельность.

Растения этих групп различаются своеобразием морфолого-анатомических признаков.

2.1. Гидрофиты

Это растения, плавающие в толще воды, не имеющие корней или со слабо развитой корневой системой, укрепляющей их в субстрате. Корневых волосков они не образуют, так как корни практически не участвуют в поглощении воды и минеральных веществ, абсорбция которых в значительной степени осуществляется всей поверхностью тела этих растений.

Подводные листья гидрофитов чаще всего длинные, тесьмовидные, как у валлиснерии, либо с пластинками, сильно рассеченными на тонкие, иногда почти нитевидные сегменты, как у урути, роголистника, пузырчатки, водных лютиков. Цельные листья имеют элодея, рдест. Рассеченность листьев увеличивает фотосинтезирующую и абсорбционную поверхность растений. У водяного ореха это достигается также метаморфозом придаточных корней, превращенных в сильно рассеченные ассимилирующие органы (см. рис. 200).

Для некоторых растений характерна гетерофиллия: наряду с подводными, они имеют длинночерешковые листья с плавающими или выступающими над водой пластинками, как у стрелолиста (рис. 135 Б).

Листья гидрофитов тонкие, у элодеи они состоят лишь из двух слоев клеток. Эпидерма подводных листьев со слабо развитой кутикулой или без нее. Клетки содержат хлоропласты, поэтому эпидерма выполняет функции фотосинтезирующей ткани. Устьиц в ней нет и газообмен происходит непосредственно через тонкие оболочки клеток. В эпидерме некоторых растений образуются *гидропоты* — одиночные клетки или группы мелких клеток, богатых цитоплазматическим содержимым (рис. 172 А). Их извилистые стенки легко проницаемы для воды и растворенных в ней солей. Они служат для поглощения воды, а при необходимости — и для ее выделения. У рдеста плавающего вся нижняя эпидерма листа имеет характер гидропоты. У кувшинки, кубышки, водокраса гидропоты распределены диффузно на нижней стороне плавающих листьев.

В листьях, плавающих на поверхности воды, верхняя эпидерма состоит из довольно толстостенных клеток с хорошо развитой кутикулой и многочисленными устьицами. Мезофилл может быть дифференцирован на столбчатый и губчатый.

Листья и стебли гидрофитов имеют крупные воздухоносные полости (рис. 172–173), или камеры, разделенные 1–2-слойными перегородками, состоящими из хлорофиллоносных клеток. Эти камеры содержат запасы углекислого газа, образующегося при дыхании и используемого для фотосинтеза,

19 Зак. 53

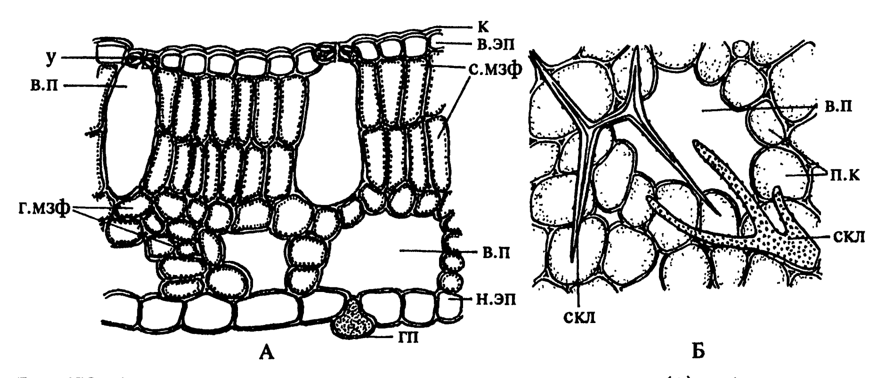


Рис. 172. Строение плавающей листовой пластинки водокраса (А) и фрагмент черешка кувшинки (Б).
Обозначения: в.п — воздухоносные полости, в.эп — верхняя эпидерма, г.мзф — губчатый мезофилл, гп — гидропота, к – кутикула, н.эп — нижняя эпидерма, п.к — паренхимные клетки, скл — склереиды, с.мзф — столбчатый мезофилл

а также кислорода, выделяющегося при фотосинтезе и обеспечивающего дыхание. Длинные межклетные каналы обычно перегорожены диафрагмами, состоящими из мелких клеток, разделенных небольшими межклетниками, которые не мешают свободному прохождению газов, но не пропускают воду. Это препятствует заполнению межклетных ходов водой при повреждении органа (рис. 173 Б). В выступающих над поверхностью воды органах развита аэренхима разного строения (рис. 173, 174 Б).

У гидрофитов, погруженных в воду, обычно совсем нет механических тканей, лишь у некоторых из них встречаются тяжи склеренхимы, расположенные по краям листьев и обеспечивающие их сопротивление растяжению. У кубышки и кувшинки листовые пластинки и черешки имеют склереиды (рис. 172 Б) с шероховатыми оболочками. Они расположены между воздухоносными камерами. У некоторых растений встречается немного колленхимы.

Отсутствие хорошо развитой опорной системы объясняется плотностью воды, которая поддерживает тело растения в определенном положении, а также «плавучестью» органов, обусловленной содержанием воздуха в межклетниках и крупных полостях, объем которых составляет половину или более объема всего растения. Будучи вынутыми из воды, быстро высыхающие подводные листья гидрофитов обычно спадаются, но этого не происходит, если оболочки клеток инкрустированы минеральными веществами, как у рдеста.

Для водных растений характерна редукция проводящей системы, главным образом, ксилемы, так как проведение воды, поглощаемой всей поверхностью тела, для них не имеет значения. Элементы ксилемы в проводящих

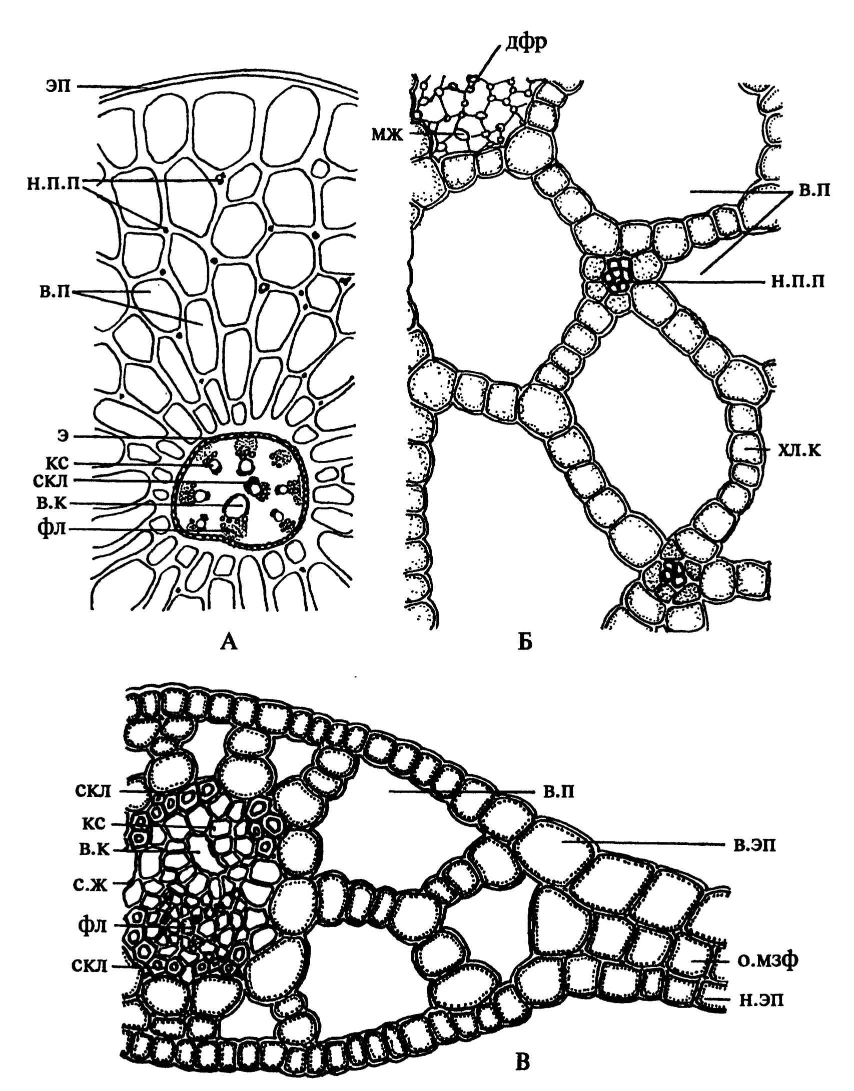


Рис. 173. Схема (А), фрагмент стебля (Б) и половина листовой пластинки (В) рдеста пронзеннолистного.

Обозначения: в.к — водоносные каналы на месте ксилемы, в.п — воздухоносные полости, в.эп — верхняя эпидерма, дфр — мелкоклеточная диафрагма в воздухоносной полости, кс — ксилема, мж — межклетник, н.п.п — недоразвитый проводящий пучок, н.эп — нижняя эпидерма, о.мзф — однослойный мезофилл, с.ж — средняя жилка листа, скл — склеренхима, фл — флоэма, хл.к — хлорофиллоносные клетки аэренхимы, э — эндодерма, эп — эпидерма

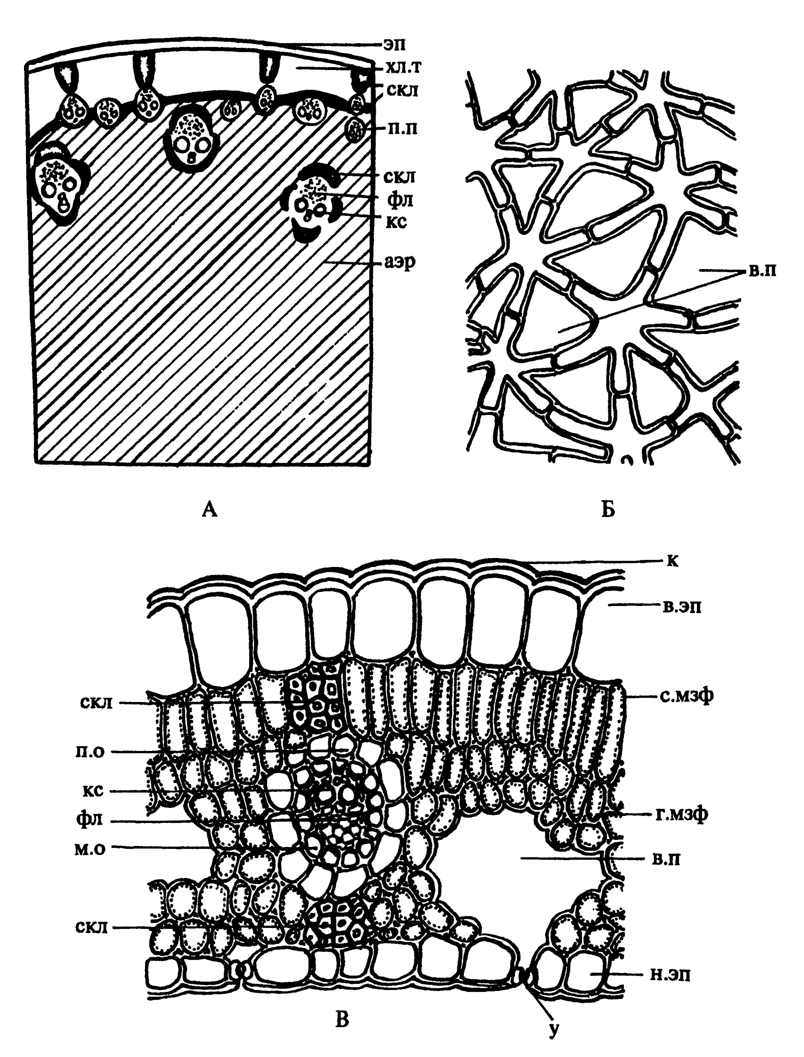


Рис. 174. Строение стебля и листа сыти очереднолистной: А — схема строения стебля; Б — аэренхима; В — листовая пластинка.

Обозначения: аэр — аэренхима, в.п — воздухоносные полости, в.эп — верхняя эпидерма, г.мзф — губчатый мезофилл, к – кутикула, кс — ксилема, м.о — местомная обкладка, н.эп — нижняя эпидерма, п.о — паренхимная обкладка, п.п — проводящий пучок, скл — склеренхима, с.мзф — столбчатый мезофилл, у – устьице, фл — флоэма, хл.т — хлорофиллоносная ткань, эп — эпидерма

пучках немногочисленные или отсутствуют. Флоэма развита лучше, чем ксилема, но составляющие ее клетки мельче, чем у растений, обитающих на суше.

Таким образом, структурные особенности гидрофитов, имеющие приспособительное значение для жизни в воде, состоят в слабом развитии защитных, механических и проводящих тканей, а также наличии мощной воздухоносной системы, создающей своеобразную внутреннюю атмосферу в теле растения.

2.2. Гигрофиты

Гигрофиты — экологически разнородная группа растений, на строение которых оказывают влияние не только высокая влажность воздуха и почвы, но также температура и освещенность среды их обитания. В связи с этим гигрофиты делят на теневые и световые.

Теневые гигрофиты произрастают во влажных тенистых тропических и темнохвойных лесах зоны умеренного климата. Воздух в этих лесах насыщен водяными парами.

Примером гигрофитов могут служить некоторые тропические папоротники, например, хименофиллум. Нежные тонкие листья некоторых из них, состоящие из одного или немногих слоев клеток, не переносят колебаний влажности. В средних широтах теневые гигрофиты представлены двулепестником альпийским, недотрогой обыкновенной, кислицей и другими растениями.

Световые гигрофиты обитают на открытых хорошо освещенных местах с избыточным увлажнением почвы и достаточно высокой, хотя и подверженной колебаниям, влажностью воздуха. Чаще всего эти растения растут по берегам водоемов, в дельтах рек, в местах выхода грунтовых вод. К световым гигрофитам жарких стран относят рис, папирус, болотный кипарис, растения тропических мангровых лесов, занимающих затопляемые во время приливов морские побережья. В средних широтах из световых гигрофитов распространены калужница, белокрыльник, вахта, рогоз, болотные осоки.

Общие для всех гигрофитов анатомические особенности состоят в наличии во всех их органах мощной системы воздухоносных межклетников и большой обводненности клеток (рис. 174).

Корни гигрофитов расположены в поверхностных слоях почвы, обычно они слабо ветвятся, корневых волосков на них мало или нет совсем.

Листья гигрофитов имеют обычно крупные пластинки. Их эпидерма состоит из тонкостенных клеток, участвующих в фотосинтезе. Мезофилл немногослойный, преимущественно губчатый. У некоторых растений развит и столбчатый мезофилл, но в нем, как и в губчатом, много межклетников. Устьица, расположенные на нижней стороне листовой пластинки, немногочисленные, они всегда открыты, и транспирация у этих растений почти

равна физическому испарению. Из-за слабой устьичной регуляции испарения листья гигрофитов при понижении влажности быстро увядают. Многие гигрофиты имеют гидатоды разного строения, выделяющие воду при очень высокой влажности воздуха.

У световых гигрофитов листовые пластинки плотнее и толще, чем у теневых, эпидерма состоит из более толстостенных клеток, кутикула лучше развита (рис. 174 В).

Особую группу гигрофитов составляют некоторых хвощи (например, хвощ приречный) и ситники, в частности, ситник развесистый, у которых листья редуцированы, и функции фотосинтеза выполняют стебли.

Между гигрофитами и гидрофитами нет существенных различий, равно как и между гигрофитами и мезофитами, приуроченными к условиям достаточного, но не избыточного увлажнения. Поэтому часто их рассматривают как промежуточную группу растений — гигромезофиты.

2.3. Мезофиты

Мезофиты произрастают при среднем достатке влаги и тепла на умеренно плодородных, хорошо аэрируемых почвах. Они представлены и древесными, и травянистыми растениями. В странах с умеренным климатом — это липа, береза, лещина, крушина, клевер, нивяник, сныть, ландыш, тимофеевка и другие. Среди них встречаются эфемероиды и *эфемеры* — однолетние, чаще всего степные и пустынные растения с очень коротким периодом вегетации, который начинается ранней весной и заканчивается до наступления жаркой погоды и засухи. К этому времени растения успевают образовать плоды и семена.

Типичные мезофиты имеют хорошо развитые корневые системы, проникающие в почву на разную глубину в зависимости от ее влажности. Проводящие и механические ткани находятся обычно в оптимальных соотношениях, обеспечивая нормальный транспорт веществ и прочность вегетативных органов. Мезофилл может быть однородным и дифференцированным на столбчатый и губчатый. В зависимости от освещенности листья мезофитов приобретают световую или теневую структуру. Эти растения очень пластичны, и в разных по влажности местообитаниях в их строении проявляются черты либо гигрофитов, либо ксерофитов. Поэтому гигро-, мезо- и ксерофиты связаны между собой многочисленными переходными формами.

2.4. Ксерофиты

Ксерофиты представляют собой морфологически и физиологически разнородную группу растений, приуроченных к сухим местообитаниям и способных переносить почвенную и атмосферную засуху. Это, главным образом,

растения пустынь, полупустынь, сухих степей, саванн и субтропиков, испытывающих недостаток осадков в течение продолжительных периодов времени. В странах с умеренным климатом они растут на открытых солнечных местах.

Сведение баланса между поступлением и расходованием воды у ксерофитов достигается регулированием самого процесса поглощения воды корневой системой и регулированием транспирации с помощью устьиц.

Среди ксерофитов различают 2 хорошо разграниченные группы: склерофиты и суккуленты.

Склерофиты

Типичные представители склерофитов — верблюжья колючка и саксаул — имеют корневые системы, проникающие до уровня грунтовых вод на глубину 30 м и более. Для многих склерофитов характерна двухъярусная корневая система (рис. 175). У фисташки настоящей корни верхнего яру-

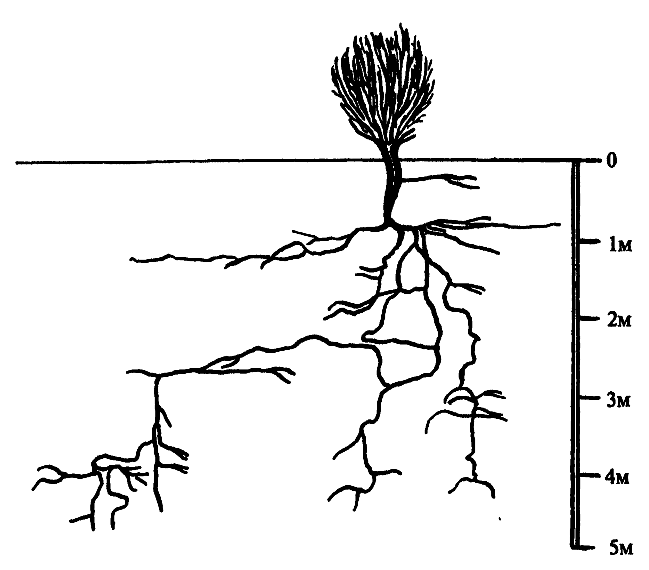


Рис. 175. Корневая система саксаула песчаного

са, пронизывающие почву до глубины 80–100 см, активно поглощают воду весной, а корни нижнего яруса, достигающие глубины 1,5–2 и более метров, снабжают растение водой во вторую половину вегетационного периода, когда поверхностные горизонты почвы уже высыхают. Корни некоторых ксерофитов, например, таволги шестилепестной, образуют корневые шишки, запасающие воду. Когда воды в почве много, она быстро передвигается

из поглощающих ее корней в листья, которые активно ее испаряют. Расход воды на транспирацию у таких растений гораздо больше, чем у мезофитов, но и недостаток воды они переносят лучше их. Живые клетки склерофитов имеют высокое осмотическое давление, достигающее 40–100 атм, в то время как у мезофитов оно обычно не превышает 20–25 атм. При хорошем водоснабжении обводненность тканей склерофитов в 1,5–2 раза меньше, чем у мезофитов. При ухудшении водообеспечения обводненность их тканей остается практически на том же уровне, а у мезофитов существенно снижается. Однако, длительного обезвоживания склерофиты не выдерживают. Таким образом, основное различие между мезофитами и склерофитами со-

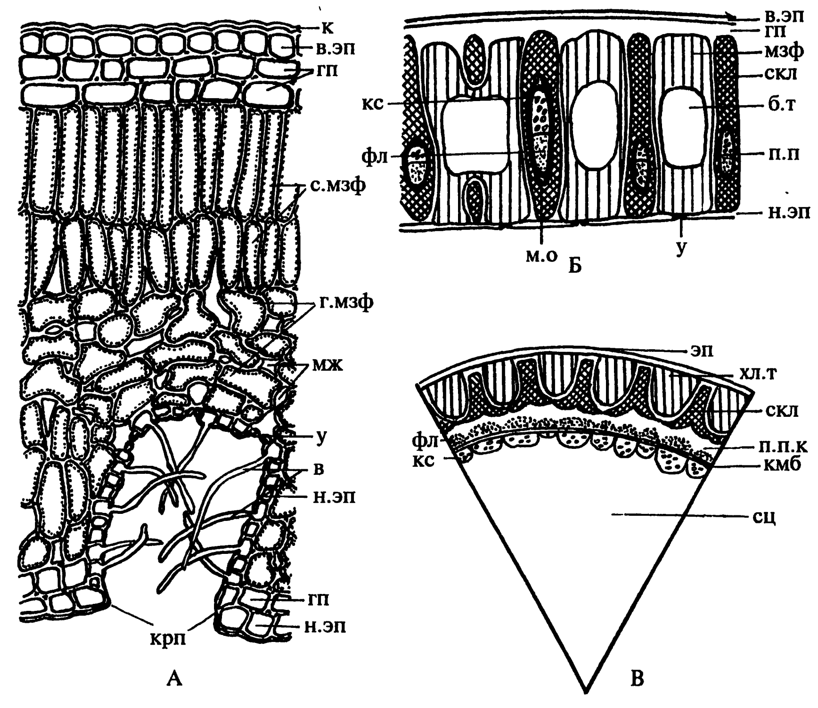


Рис. 176. Анатомические особенности ксерофитов: А — фрагмент листовой пластинки олеандра; Б — схема строения листовой пластинки новозеландского льна; В — схема строения стебля дрока.

Обозначения: б.т — бесцветная ткань, в — волоски, в.эп — верхняя эпидерма, г.мзф — губчатый мезофилл, гп — гиподерма, к — кутикула, кмб — камбий, крп — крипта, кс — ксилема, мж — межклетники, мзф — мезофилл, м.о — местомная обкладка, н.эп — нижняя эпидерма, п.п — проводящие пучки, п.п.к — паренхима первичной коры, скл — склеренхима, с.мзф — столбчатый мезофилл, сц — сердцевина, у — устьице, фл — флоэма, хл.т — хлорофиллоносная ткань, эп — эпидерма

стоит в способности последних активно добывать воду, обеспечивая ею ткани в наиболее сухое время года. Среди склерофитов есть и растения с поверхностными корневыми системами. В засуху они сокращают транспирацию и хорошо переносят обезвоживание и перегрев.

Листья у склерофитов обычно мельче, чем у мезофитов, у некоторых растений, например, у дрока, они сильно редуцированы, и функцию фотосинтеза выполняет стебель (рис. 176 В).

Наличие на листовых пластинках мощно развитой кутикулы, поверх который часто образуется мощный восковой налет, значительная толщина стенок эпидермальных клеток, присутствие у некоторых растений одревесневающей гиподермы, сильное развитие механической ткани — склеренхимы и очень плотная сеть жилок обусловливают их твердость и жесткость (рис. 176 Б). Обильное опушение, характерное для многих растений, защищает живые ткани от чрезмерной инсоляции и перегрева. Листья имеют очень много устьиц, обычно расположенных на нижней стороне пластинки. Часто они погружены в мезофилл или находятся на дне особых полостей — *крипт*, как у олеандра, у которого внутри крипт образуются волоски (рис. 176 А). У ковыля, типчака и других злаков устьица развиваются на верхней стороне линейных листовых пластинок, которые в сухую погоду скручиваются в трубочку, и верхняя эпидерма с устьицами оказывается внутри нее. Во всех этих случаях окружающий устьица воздух бывает насыщен водяными парами. В связи с этим даже в самые жаркие часы суток устьичные щели открыты и фотосинтез не прекращается. По числу устьиц и протяженности жилок на единицу поверхности листовой пластинки склерофиты значительно превосходят мезофиты (табл. 5).

Таблица 5

Длина жилок и число устьиц на единицу площади листовых пластинок у ксерофитов и мезофитов, принадлежащих к одному роду

Склерофиты	Мезофиты	Длина жилок, %	Число устьиц на верхней и нижней сторонах листовой пластинки на 1 мм^2
Чистец прямой		100	в. 117; н. 323
	Чистец лесной	33	в. 0; н. 161
Подмаренник настоящий		100	в. 0; н. 354
	Подмаренник крестовый	37	в. 0; н. 75–92
Дуб пробковый		100	в. 0–74; н. 0–1169
	Дуб черешчатый	88	в. 0–280; н. 0–390

Строение мезофилла варьирует у разных растений. Он может быть однородным, как у злаков, и дифференцированным на столбчатый и губчатый. По сравнению с мезофиллом мезофитов он имеет более плотное строение, межклетники в нем небольшие. Нередко встречаются изолатеральные листья. Мощное развитие механических тканей характерно не только для листьев, но и осевых органов склерофитов.

Суккуленты

Суккуленты отличаются от склерофитов способностью накапливать большие запасы воды и поэтому имеют очень высокую обводненность (до 95–98 %) тканей. Накопление воды связывают с особым типом обмена веществ, при котором образуется много пентоз, увеличивающих водоудерживающую способность клетки. Осмотическое давление у суккулентов обычно не превышает 2–3 атм.

Корневые системы у этих растений поверхностные, поглощающие воду только из верхних слоев почвы, после выпадения осадков. Используют они влагу из туманов и росу. В сильную засуху корни этих растений нередко отмирают, но после дождей быстро образуются новые корни.

По локализации запаса воды суккуленты делят на 2 морфологических группы: стеблевые и листовые.

У стеблевых суккулентов листья редуцированы, как у кактусов, некоторых видов молочая, стапелии, и функции фотосинтеза выполняет стебель, под эпидермой которого расположена хлоренхима. Большую часть стебля составляет водозапасающая паренхима.

Листовые суккуленты, к которым принадлежат агавы, алое, молодило, очиток и другие растения, запасают воду в толстых и сочных листьях. Эпидерма у этих растений покрыта толстой кутикулой (рис. 177 Б, Г) и восковым налетом. Мезофилл слабо или совсем не дифференцирован на столбчатый и губчатый. Внутренняя часть листа состоит из тонкостенных бесцветных клеток, содержащих воду и слизь. Мелкие многочисленные проводящие пучки располагаются под наружной, хлорофиллоносной зоной, но нередко и в бесцветной внутренней ткани (рис. 177 А, В). У некоторых суккулентов механических тканей мало, но в листьях агавы и других представителей семейства агавовых, в том числе у дазилириона, мощные склеренхимные тяжи армируют проводящие пучки или топографически не связаны с ними (рис. 177 А).

Суккуленты имеют мало устьиц. Днем они обычно закрыты, и вода удаляется из растения непосредственно через основные клетки эпидермы.

Низкая транспирация и слабое развитие фотосинтезирующей ткани — основные причины очень медленного роста суккулентов.

Типичные ксерофиты произрастают, главным образом, в теплых странах. В странах с холодным климатом тоже встречаются растения, имеющие

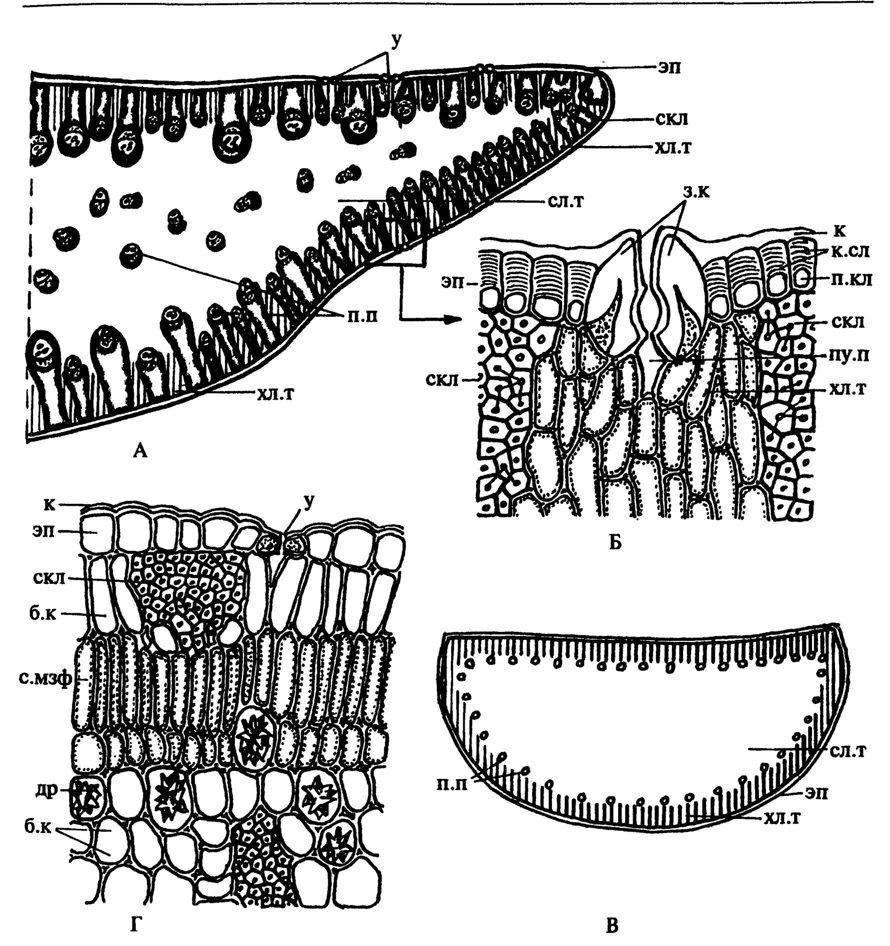


Рис. 177. Анатомические особенности листовых суккулентов (А–В) и псаммофита (Г): А, Б — дазилирион — схема и фрагмент пластинки листа; В – очиток; Г — джузгун. *Обозначения*: б.к — бесцветные клетки, др — друза; з.к — замыкающие клетки устьица, к — кутикула, к.сл — кутикулярные слои, п.кл. — полость клетки, п.п — проводящие пучки, пу.п — подустьичная полость; скл — склеренхима, сл.т — слизесодержащая ткань, с.мзф — столбчатый мезофилл, у — устьице, хл.т — хлорофиллоносная ткань, эп — эпидерма

ксероморфные черты. Эти растения называют ***психрофитами***. В течение какого-то периода времени они существуют в условиях так называемой физиологической сухости, когда вода из-за низкой температуры среды недоступна для растений. К психрофитам принадлежат хвойные растения, имеющие мелкие, узкие, часто игольчатые листья. Их жесткость объясняется наличием

толстой кутикулы, толстостенных клеток эпидермы, одревесневающей гиподермы (см. гл. 9, п. 4).

Растения, обитающие в холодных и сухих условиях высокогорья, в тундре, называют *криофитами*. Они приспособлены к разреженности воздуха, сильной инсоляции и очень низкому содержанию в воздухе углекислого газа.

В субальпийском и альпийском поясах гор нередко встречаются подушкообразные формы растений. Они характеризуются слабым апикальным ростом побегов, но очень интенсивным их ветвлением, приводящим к образованию плотного скопления побегов, напоминающего подушку, поверхность которой покрыта мелкими листьями. Большая скученность побегов способствует их защите от ветра и созданию внутри куста благоприятных теплового и водного режимов.

3. Растения и другие экологические факторы

Свет и влажность вызывают наиболее четко выраженные изменения структуры растений. Наряду с непосредственным, они оказывают на растения и косвенное влияние, усиливая или ослабляя действие других факторов, из которых важное значение имеют *эдафические*, или почвенные.

Почва представляет собой не только субстрат для закрепления растений, но и источник их минерального питания. Содержащиеся в почве вещества поступают в корни в виде водных растворов. Однако не все вещества растворимы в воде. Избыток в почве водонерастворимой извести, главным образом, в виде углекислого кальция, а также солей фосфорной, кремниевой и органических кислот делает ее твердой, каменистой, имеющей сильно щелочную реакцию. Таковы, например, меловые обнажения, нередко встречающиеся на высоких, обрывистых берегах рек. Весной и летом в дневное время они сильно нагреваются, а ночью охлаждаются. Высокие температурные амплитуды сочетаются с неустойчивостью водного режима, приводящей к сухости. Сильное отражение солнечных лучей белой поверхностью меловых обнажений определяет некоторые особенности светового режима этих местообитаний.

К таким условиям существования лучше всего приспособлены растения с корневой системой, глубоко проникающей в трещины материнской породы. Клетки поверхностных тканей листьев этих растений обычно содержат экранирующие вещества в виде непрозрачных кристаллов. Ксероморфизм проявляется в мелколистности и рассеченности листовых пластинок, способности их скручиваться в трубочку, как у овсяницы меловой, в суккулентности листьев, как у льнянки песчаной, обильном опушении, как у чабреца, иссопа.

Листовые пластинки обычно амфистоматические с многочисленными устьицами, в них хорошо развит столбчатый мезофилл, сеть жилок плотная.

Засоление почвы легко растворимыми солями, особенно хлоридами натрия, кальция и магния, вызывают сильное повышение осмотического давления почвенного раствора, ухудшает водоснабжение растений и оказывает на них токсическое действие, проявляющееся в нарушении азотного обмена и накоплении продуктов распада белков. Растения засоленных местообитаний называют ***галофитами.*** Засоленные почвы бывают 2 типов: солончаки и солонцы.

Солончаки, встречающиеся в областях с сухим и влажным климатом, характеризуются засолением верхних горизонтов почвы. Они обычны для берегов морей, соленых озер. Летом солончаки высыхают, покрываясь солевой коркой. Солонцы, приуроченные к регионам с сухим климатом, отличаются от солончаков засолением более глубоких слоев почвы, а верхний слой толщиной в несколько сантиметров не засолен. В связи с разными водными режимами этих почв, произрастающие на них растения различаются некоторыми признаками.

Растения влажных солончаков накапливают в клеточных вакуолях много солей и имеют очень высокое осмотическое давление, достигающее 5 000 атм. Это позволяет им переносить жару и засуху. Внешне эти растения похожи на суккуленты. У солероса, например, листья редуцированы, стебель членистый, голый. Эпидерма состоит из тонкостенных основных клеток и устьиц. В первичной коре хорошо выражена субэпидермальная двуслойная палисадная хлорофиллоносная ткань. Более глубоко расположена крупноклеточная водозапасающая паренхима. Объем первичной коры значительно превышает объем стелы.

Другие растения, например, сведа, похожи на листовые суккуленты. Листья у них мелкие, утолщенные вследствие разрастания хлорофиллоносной ткани.

Многие галофиты, не имеющие суккулентного облика, такие как тамарикс, кермек, способны выделять соли в виде водных растворов особыми солевыми железками (рис. 178 В, Г). Эта способность свойственна и растениям мангров.

У солончаковых растений содержание солей составляет 45–55 % от общей массы золы, а растения солонцов накапливают всего 5–7 % солей. В их строении четко выражены черты, свойственные склерофитам: они жесткие, суховатые, с обильным опушением, их листовые пластинки часто рассечены.

Особую группу составляют растения торфяных болот, в которых содержание минеральных солей минимально. Основной торфообразователь — сфагнум — обладает способностью удерживать большое количество воды гиалиновыми клетками (см. рис. 31). Это приводит к застою влаги. При обильном застойном увлажнении и связанным с ним недостатком кислорода, высокой кислотностью среды, благоприятствующей развитию сфагнума, и его низкой теплопроводности, разложение (минерализация) микроорга-

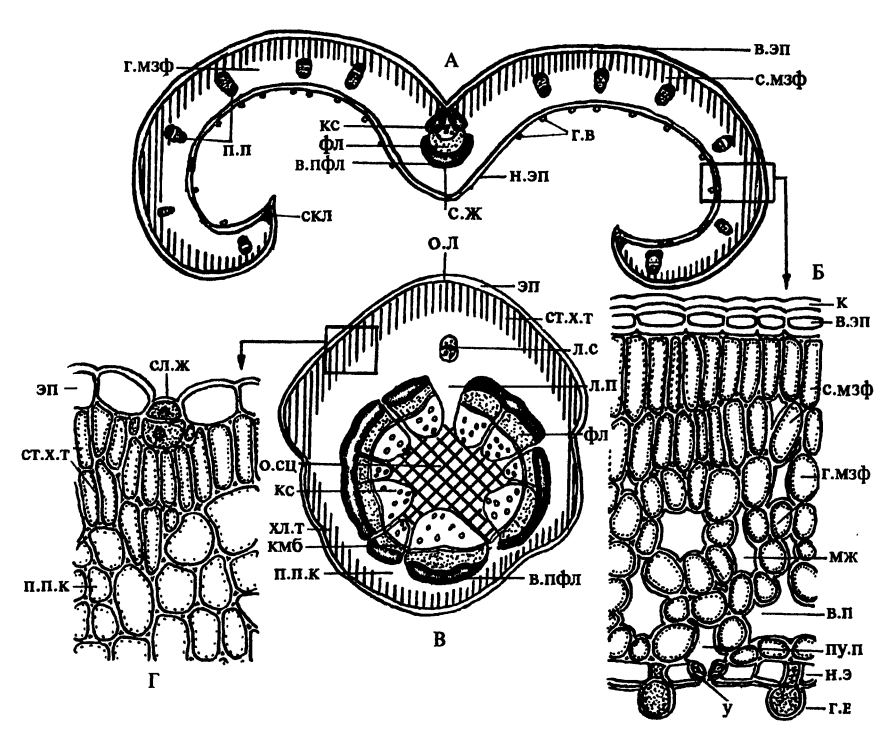


Рис. 178. Анатомические особенности листа багульника (А–Б) и стебля тамарикса (В–Г).

Обозначения: в.п — воздухоносная полость, в.пфл — волокна протофлоэмы, в.эп — верхняя эпидерма, г.в — головчатые волоски, г. мзф — губчатый мезофилл, к — кутикула, кмб — камбий, кс — ксилема, л.п — листовой прорыв, л.с — листовой след, мж — межклетник, н.эп — нижняя эпидерма, о.л — основание чешуйчатого листа, сросшегося со стеблем, о.сц — одревесневшая сердцевина, п.п — проводящие пучки, п.п.к — паренхима первичной коры, пу.п — подустьичная полость, с.ж — средняя жилка листа, скл — склеренхима, сл.ж — солевая железка, с.мзф — столбчатый мезофилл, ст.х.т — столбчатая хлорофиллоносная ткань, у — устьице, фл — флоэма, хл.т — хлорофиллоносная ткань, эп — эпидерма

низмами отмирающих частей растений происходит очень медленно. Ежегодный прирост неразложившейся органической массы приводит к увеличению толщины торфяного слоя, создавая опасность погребения в нем растущих на болоте растений. В связи с этим у них выработалась способность нарастать вслед за нарастанием торфа так, что верхушки их побегов всегда выступают над поверхностью торфа, а нижние части погружены в его толщу (см. рис. 48–I). У таких растений корневища растут вертикально вверх или наклонно, неся на верхушке почку, из которой развивается олиственный побег.

Выяснено, что болотные растения приспособлены к поглощению холодной воды, но страдают от азотного голодания и недостатка солей. Этим объясняется ксероморфизм их листьев, хорошо выраженный у кустарничков: багульника, андромеды, болотного мирта, клюквы и других. Листья у них небольшие, зимнезеленые, с завернутыми на нижнюю сторону краями (рис. 178 А). Такие листья называют *эрикоидными* (от названия рода *Erica* — вереск, входящего в семейство вересковых). В анатомическом строении листьев сочетаются признаки ксероморфизма и гигроморфизма. Как у типичных ксерофитов, верхняя сторона листовой пластинки блестящая из-за наличия воскового налета и толстой кутикулы, листья бифациальные с хорошо развитым столбчатым мезофиллом. Эта сторона наиболее сильно испытывает действие высоких летних температур и ветра, увеличивающих испарение. Нижняя сторона листовой пластинки матовая, опушенная, с устьицами. В губчатом мезофилле много крупных межклетников и воздухоносных полостей (рис. 178 Б), характерных для гигрофитов, у которых они имеются не только в листьях, но и в других органах. Так как воздух — плохой проводник тепла, то наличие крупных воздухоносных полостей можно рассматривать как приспособление, защищающее живые ткани листьев от действия низких зимних температур.

Недостаток питания некоторые растения, например, росянка, венерина мухоловка, восполняют переходом к «хищному» образу жизни, используя для этой цели насекомых, улавливаемых с помощью ловчих листьев.

Специфика песков, как субстрата для жизни растений, состоит в их хорошей аэрации, малой теплоемкости, высокой теплопроводности, низкой водоудерживающей способности, объясняющей недостаток воды в поверхностных слоях и вымывание из них минеральных веществ. Весьма существенная особенность песков — их передвижение под влиянием ветра, приводящее к образованию барханов, засыпающих не только невысокие травы, но и кустарники нескольких метров высотой. Поэтому на песках могут существовать только растения с мощной распростертой корневой системой, как у растущих в пустынях Средней Азии саксаула и джузгуна. Особенности их корневых систем описаны в разделе, посвященном склерофитам. Удержанию на песках растений способствует сомкнутость их корневых систем, а также контрактильность корней, их сокращение, благодаря которому они втягивают нижнюю часть растения в песок, что особенно важно при его «движении». Поэтому верхушки побегов всегда возвышаются над поверхностью песчаного субстрата. По мере увеличения высоты бархана на засыпанных ветках развиваются придаточные корни. В связи с этим корневая система приобретает ярусное строение. На обнаженных придаточных корнях закладываются почки, формирующие корневые отпрыски.

Недостаток влаги вызывает ксероморфизм растущих на песках растений: листья у них мелкие, иногда чешуевидные, у некоторых растений

они редуцируются, и функцию фотосинтеза осуществляют зеленые веточки, под кожицей которых находится слой бесцветных паренхимных клеток, содержащих жироподобные вещества, защищающие внутренние ткани от перегревания (рис. 177 Г).

Из других факторов, действующих на растения, важное значение имеют температура, влияющая, главным образом, на физиологические процессы, происходящие в растениях, а также движение воздуха — ветер. Древесные породы с поверхностной корневой системой страдают от сильного ветра, который нередко выворачивает их с корнем. Ветровальные породы представлены елью, березой, буком, а в некоторых случаях и сосной, если она растет в местах с неглубоким залеганием грунтовых вод, на болоте или в зоне вечной мерзлоты. Ветроустойчивые растения с глубокой корневой системой — дуб, сосна сибирская, эвкалипт, секвойя и другие породы.

Постоянно дующие односторонние ветры вызывают деформацию кроны, приобретающей флаговую, однобокую форму. В арктических и высокогорных местообитаниях губительное действие оказывает «снежная коррозия» — иссечение растений частицами снега, перемещающегося с огромной скоростью. При этом гибнут все части растения, не покрытые снегом. Это приводит к образованию деревьев и кустарников с плоскими и низкими кронами.

В то же время ветер играет и положительную роль, осуществляя опыление растений, распространение их плодов и семян.

Наряду с этими факторами внешней среды, большое значение имеет и микроклимат, свойственный определенным обитаниям. Действуя в совокупности, микроклиматические факторы вызывают так называемые неспецифические реакции растений, проявляющиеся в степени развития тех или иных анатомических или морфологических признаков, не нарушая их общей структуры.

Все это свидетельствует о больших адаптационных возможностях растений, их способности приспосабливаться к разным условиям жизни.

Глава 12

Метаморфозы вегетативных органов

1. Общие понятия о метаморфозе

Условия внешней среды хотя и оказывают влияние на строение растений, но, как правило, не приводят к такому изменению вегетативных органов, которое делало бы их неузнаваемыми. Они продолжают выполнять свойственные им функции. Однако вегетативные органы мультифункциональны: наряду с главной, каждый из них осуществляет и многие дополнительные функции.

Так, лист, как орган фотосинтеза, выполняет и сопряженные с ним процессы дыхания и транспирации, у некоторых растений он запасает воду, а благодаря железистым волоскам, наличию острых шипиков или иных структур, предохраняет растение от повреждения и поедания животными. Главные функции корня — поглощение воды и закрепление растения в субстрате — не препятствуют его участию в накоплении запасных веществ. Стебель, по которому транспортируются вещества между листьями и корнями, удерживает листву, обеспечивает определенную ориентацию растения, стебли травянистых и молодые стебли древесных растений участвуют в фотосинтезе, ткани стебля нередко служат для хранения продуктов запаса.

Если дополнительные функции начинают преобладать над главными, или орган в процессе развития приобретает какие-то новые функции, он очень сильно изменяется и морфологически, и анатомически. Такие видоизменения органов называют *метаморфозами* (от греч. metamorphosis — превращение, преобразование). Этот термин был предложен К. Линнеем, опубликовавшим в 1755 г. книгу «Metamorphosis plantarum». Метаморфозы возникают как следствие приспособления растений к особым условиям существования.

На возможность видоизменения вегетативных органов еще в XVI веке обращал внимание А. Цезальпин (1519–1603), который считал лепестки цветков видоизмененными листьями. М. Мальпиги рассматривал корень как часть стебля, ветвящегося до волосков. К. Линней (1707–1778) представлял цветок как совокупность одновременно появляющихся листьев. К. Ф. Вольф (1733–1794) считал, что все части растения, несмотря на их разнообразие, можно свести только к двум органам: стеблю и листу.

Наибольшее значение для развития учения о метаморфозе имели труды великого немецкого поэта и философа И. В. Гёте (1749–1832), признававшего идентичность всех частей растения. Он полагал, что все органы растения происходят из бокового, или аппендикулярного органа, который, оставаясь в основе всегда одним и тем же, изменяется в процессе развития. И. В. Гёте называл его листом, не уподобляя, однако, обычному вегетативному листу. Впоследствии этот орган аппендикулярный орган был назван *филломом*. И. В. Гёте занимался, главным образом, изучением развития вегетативных и спороносных побегов, но не метаморфозом растений вообще. Его интересовали те превращения, которые происходят в онтогенезе однолетнего растения. Он основал онтогенетическую морфологию растений, или морфологию развития, опирающуюся на представление о единстве происхождения и метаморфозе органов растений.

И. В. Гёте и его последователи не были сторонниками идеи исторического развития органов, которая утвердилась в науке только после разработки эволюционной теории, связанной, прежде всего, с именем Ч. Дарвина (1809–1882). В соответствии с этой теорией, метаморфоз — не простое видоизменение органов, происходящее в онтогенезе растения. Это генетически закрепленный процесс преобразования и превращения одних органов в другие под влиянием изменявшихся условий жизни, питания, выполняемых ими функций, которыми сопровождалось историческое развитие вида.

2. Метаморфозы побега

Побег, представляющий собой целостную структурно-функциональную систему, способен к разнообразным видоизменениям, что связано не только с его мультифункциональностью, но и лабильностью поведения в разных условиях существования. Метаморфизироваться могут главные и боковые побеги растений, почки и листья.

Самым простым видоизменением главного побега можно считать *кочан* обычной столовой капусты, представляющий собой, по существу, почку гигантских размеров: среднюю часть кочана занимает мясистый стебель (кочерыга), вдоль которого расположены сочные мясистые листья. Наиболее мелкие и молодые из них находятся внутри кочана, вокруг конуса нарастания, которым заканчивается кочерыга. У брюссельской капусты образуются мелкие кочаны из боковых почек.

В кочане оба органа побега участвуют в накоплении питательных веществ: водорастворимых сахаров и других биологически ценных соединений, в том числе витаминов, но основная роль принадлежит листьям.

В метаморфизированных побегах иного типа запасные вещества сосредоточены либо в стеблях, либо в листьях. В природе широко распространены

подземные побеги: корневища, клубни, клубнелуковицы, луковицы. Они участвуют также в вегетативном размножении растений.

Корневище представляет собой побег с чешуевидными листьями низовой формации, почками и придаточными корнями. На поверхности многолетнего корневища хорошо заметны рубцы от прошлогодних низовых листьев и отмерших побегов, а на ранней стадии развития — рубец от семядоли, под которым находится гипокотиль, граничащий с зародышевым корнем (рис. 179 Б). Корневище имеет довольно много придаточных корней. У некоторых сапротрофов, например, у ладьяна из семейства орхидных, корней нет, их функции выполняет само коралловидно разветвленное корневище. Обычно корневища подземные, но у копытня, медуницы и других растений они надземные.

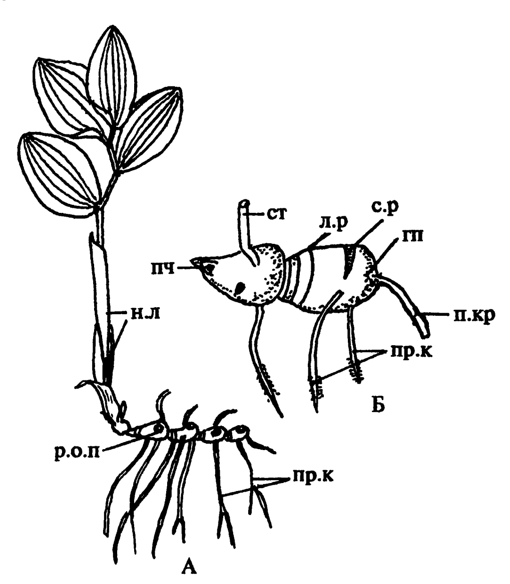


Рис. 179. Общий вид (А) и часть молодого корневища (Б) купены.
Обозначения: гп — гипокотиль, л.р — листовые рубцы, н.л — низовые листья, п.кр — первичный корень, пр.к — придаточные корни, пч — почка, р.о.п — рубцы от отмерших побегов, с.р — рубец от опавшей семядоли, ст — стебель

Продолжительность жизни корневищ варьирует в широких пределах: у пырея они живут 2–3 года, у венерина башмачка — 22–25 лет. Они постоянно отмирают с базальной и нарастают с передней, апикальной, стороны. Ежегодный прирост корневища пырея достигает 1–1,5 м, вороньего глаза — 5–8 см, а ветреницы лютичной — 1,5–3 см.

Как и надземные побеги, корневища могут нарастать моноподиально и симподиально.

Почки, развивающиеся в надземные побеги, обычно имеют плотные чешуи, предохраняющие конус нарастания от повреждения почвенными частицами. После выхода на поверхность почвы чешуи опадают. В почках некоторых растений защитных структур нет. Такие почки находятся обычно на концах крючковидно изогнутых верхушек побегов, которые растут, раздвигая частицы почвы. При выходе на поверхность верхушки побегов выпрямляются, вынося почки наружу.

Тонкие, сильно разветвленные ползучие корневища характерны для пырея, короткие и довольно мясистые — для купены, ириса, очень толстые — для кубышки, кувшинки. В большинстве случаев корневища горизонтальные (*плагиотропные*) или косо растущие. У валерианы лекарственной, подорожника большого, буквицы лекарственной они *ортотропные*, растущие вертикально вниз. У некоторых зонтичных, в том числе у веха ядовитого, встречающегося на болотах и заболоченных берегах водоемов, короткие толстые вертикальные корневища имеют внутри многочисленные поперечные щелевидные воздухоносные камеры.

Анатомически стеблевая часть корневища сходна со стеблем надземного побега, отличаясь от него более широкой первичной корой, в которой откладываются запасные вещества, и обычно хорошо выраженной эндодермой, оболочки клеток которой имеют пояски Каспари. У ландыша внутренние и боковые стенки клеток эндодермы утолщаются и одревесневают. Подковообразные утолщения нередко образуются и у прилегающих к эндодерме паренхимных клеток первичной коры. Особенность корневища ландыша состоит также в наличии двух типов проводящих пучков: примыкающих к перициклу коллатеральных с дугообразно изогнутой на поперечном срезе ксилемой, и внутренних, амфивазальных, в которых ксилема со всех сторон окружает флоэму. Есть и переходные формы между этими типами пучков (рис. 180).

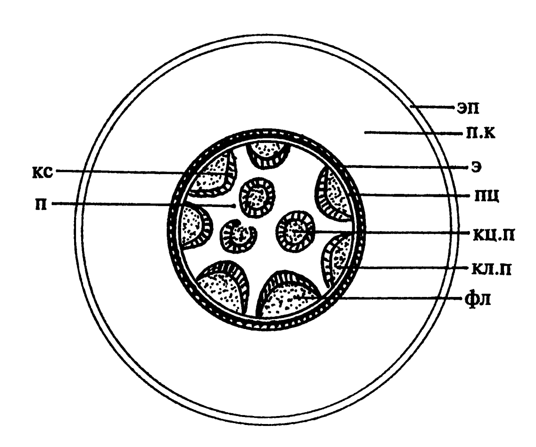


Рис. 180. Строение корневища ландыша на поперечном срезе. *Обозначения*: кл.п — коллатеральный пучок, кс — ксилема, кц.п — концентрический (амфивазальный) пучок, п — паренхима, п.к — первичная кора, пц — перицикл, фл — флоэма, э — эндодерма, эп — эпидерма

Корневища со вторичным утолщением, свойственные двудольным растениям, отличаются от надземных стеблей отсутствием или очень слабым развитием механических тканей и наличием активно дилатирующих широких сердцевинных лучей и обычно более широкой зоной первичной коры. В многолетних корневищах развита перидерма.

Столон — удлиненный тонкий побег с недоразвитыми листьями. В отличие от корневища он обычно недолговечен. У мускусницы, кислицы (рис. 181) столоны участвуют в накоплении питательных веществ, откладывающихся в сильно утолщающихся низовых листьях, но основная функция столона — участие в вегетативном размножении.

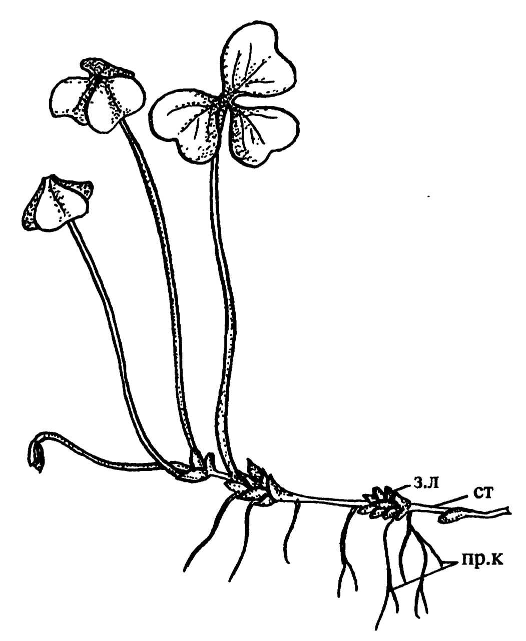


Рис. 181. Общий вид кислицы. *Обозначения*: з.л — запасающие подземные листья, пр.к — придаточные корни, ст — столон

Клубень в отличие от корневища и столона сильно укорочен и утолщен. Запасные вещества в нем локализуются в стеблевой паренхиме.

Клубни могут развиваться на корневищах, столонах, главном побеге и других частях растений. Они могут быть подземными и надземными.

Мощные корневищные клубни с большим количеством крахмала характерны для таро, или колоказии съедобной из семейства ароидных, которую культивируют в тропических и субтропических странах.

У картофеля клубни формируются на подземных столонах — беловатых хрупких побегах с чешуевидными листьями, развивающихся из пазушных почек, находящихся в основании олиственных побегов (рис. 182). После

прекращения роста столона в почке, расположенной на его конце, разрастается осевая часть вследствие образования камбием сильно паренхиматизированных проводящих тканей, и формируется клубень, вскоре покрывающийся перидермой. На его поверхности в очередном порядке располагаются пазушные одиночные или, чаще, собранные в группы почки — *глазки* (рис. 182 В), сидящие в небольших ямках, обрамленных с одной стороны *бровками* — остатками оснований листьев. На верхушке клубня глазки более скучены, чем в его нижней части, отходящей от столона. У картофеля небольшие клубни могут развиваться и из нижних пазушных почек надземного побега.

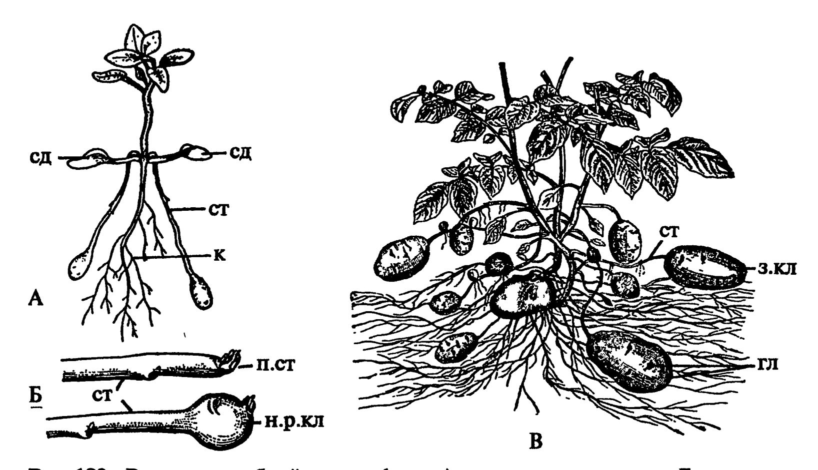


Рис. 182. Развитие клубней у картофеля: А — молодое растение; Б — начало развития клубня; В – взрослое растение.
Обозначения: гл — глазки, з.кл — зрелый клубень, к — корни, н.р.кл — начало развития клубня, п.ст — почка на конце столона, сд — семядоли, ст — столоны

Клубни топинамбура, или земляной груши, тоже образуются на столонах. Проводящие ткани в них слабо развиты. Клубни богаты инулином, который откладывается преимущественно в стеблевой паренхиме.

Клубни, формирующиеся на столонах и корневищах, недолговечные. Они сохраняются только один год, между двумя вегетационными периодами, отмирая после развития из их почек олиственных побегов, потребляющих питательные вещества до тех пор, пока не образуются корни, и растения не перейдут к самостоятельному питанию.

У хохлатки полой, бутеня клубненосного, цикламена в образовании клубня участвует гипокотиль, у заячьей капусты — гипокотиль и главный корень. *Гипокотильные клубни* — многолетние.

Надземные клубни, развивающиеся из нижней части главного побега, характерны для капусты кольраби.

У некоторых эпифитных орхидей клубни формируются из одного или нескольких нижних междоузлий побега. Они имеют шаровидную, цилиндрическую или иную форму. Их называют *туберидиями* (см. рис. 199 Б), внешне они иногда похожи на луковицу. Большую часть туберидия составляет паренхима, клетки которой содержат слизь. Туберидии зеленые и участвуют в фотосинтезе.

У некоторых злаков небольшие клубни развиваются из укороченных нижних междоузлий побега. У молинии голубой они богаты гемицеллюлозой, придающей им твердость и прочность, у ячменя клубненосного клубни запасают воду.

Мелкие клубеньки могут развиваться и в области соцветия. У горца живородящего, например, они образуются в пазухах нижних кроющих листьев соцветия. Их почки начинают прорастать уже на материнском растении. После опадения они укореняются, образуя новые растения.

Луковица, как и клубень, представляет собой специализированный, видоизмененный укороченный побег, служащий не только для хранения питательных веществ, но и для перенесения неблагоприятных периодов года, вегетативного возобновления и размножения растений. Луковицы свойственны однодольным растениям из семейств лилейных, амариллисовых и других. Как исключение, они встречаются у двудольных: некоторых видов кислицы и жирянки.

Стебель, называемый *донцем*, в луковице сильно редуцирован и более или менее уплощен. Он несет листья в виде чешуй, а в нижней части — придаточные корни. В отличие от корневища и клубня запасающими органами луковицы служат мясистые чешуи (рис. 183 А, Б).

В однолетних луковицах тюльпана, рябчика чешуи живут только один год, отмирая к концу следующего после их образования вегетационного периода и превращаясь в сухие пленчатые защитные наружные чешуи. В многолетних луковицах нарцисса, гиацинта, пролески, подснежника мясистые луковицы функционируют как органы запаса в течение нескольких лет. Луковица кандыка сибирского и кавказского имеет лишь одну мясистую чешую, в луковице рябчика этих чешуй 2–4, многочисленные чешуи свойственны луковицам пролески, нарцисса и других растений (рис. 184).

По морфологической природе чешуй луковицы неодинаковы. У рябчика, тюльпана, некоторых видов лилии чешуи представляют собой листья низовой формации, играющие только запасающую роль. У черемши, лука, птицемлечника это широкие основания ассимилирующих листьев. Луковицы многих растений имеют оба типа чешуй. В основании луковицы лилии белоснежной расположены 6–20 низовых чешуйчатых листьев, выше — 6–16 ассимилирующих листьев с широкими мясистыми основаниями,

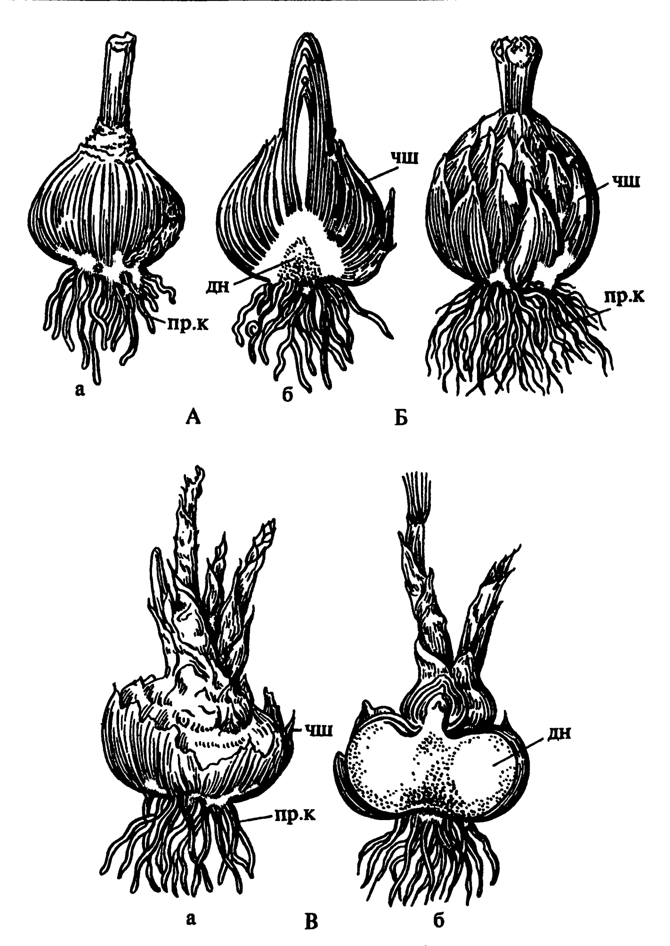


Рис. 183. Луковицы и клубнелуковица (а — общий вид, б — в разрезе): А — пленчатая луковица; Б — чешуйчатая луковица; В – клубнелуковица.
Обозначения: дн — донце, пр.к — придаточные корни, чш — чешуи

а также несколько стеблевых зеленых листьев с узкими основаниями. По тому же плану устроена луковица гиацинта, но общее число чешуй в ней значительно меньше.

По строению чешуй и их расположению различают 2 главных типа луковиц: 1) *пленчатые*, в которых каждая чешуя, срастаясь своими краями, полностью охватывает внутреннюю чешую, как в луковице лука (рис. 183 А); 2) *чешуйчатые*, или *черепитчатые*, в которых довольно узкие чешуи только

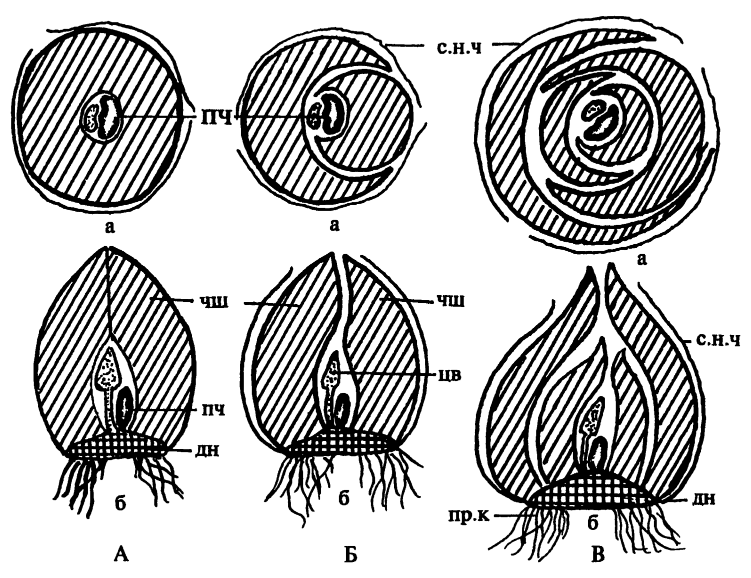


Рис. 184. Типы строения чешуйчатых луковиц (а — на поперечном, б — на продольном срезе): А — одночешуйчатая; Б — двухчешуйчатая; В — многочешуйчатая.
Обозначения: дн — донце, пр.к — придаточные корни, пч — почка возобновления, с.н.ч — сухие наружные чешуи, цв — зачаток цветка или соцветия, чш — мясистые чешуи

соприкасаются краями или слегка прикрывают соседние чешуи, как у лилии (рис. 183 Б). Встречаются также луковицы, сочетающие признаки обоих типов.

Луковицы могут быть моноподиальными, как у нарцисса, и симподиальными, как у гиацинта. В первом случае цветоносный побег развивается из почки, находящейся в пазухе мясистой чешуи, а конус нарастания продолжает формировать зачатки новых чешуй. Во втором случае вся меристема конуса нарастания используется на образование цветоносного побега, а зачатки новых чешуй развиваются в пазушной почке, расположенной на верхушке донца или у его основания. В пазухах чешуй могут развиваться дочерние луковицы, или *детки*. В однолетних луковицах они отделяются от материнской луковицы в год их образования, в многолетней — остаются связанными с ней до отмирания их кроющей чешуи. С помощью деток осуществляется вегетативное размножение луковичных растений.

До сих пор речь шла о подземных луковицах. Надземные луковицы значительно мельче, их обычно называют *луковичками*. Они формируются из пазушных почек вегетативных (лилия тигровая) и цветоносных побегов

22 Зак. 53

(некоторые виды лука, мятлик альпийский). Луковички отделяются от стебля, падают на землю и укореняются, образуя новые растения.

Клубнелуковица — подземное видоизменение побега, сочетающее признаки корневища и луковицы (рис. 183 В). Она развивается из побега с сильно укороченным стеблем, от нижней части которого отходят придаточные корни. На верхушке клубнелуковицы или в ее основании находится почка, из которой образуется цветоносный побег. Стебель клубнелуковицы покрыт основаниями отмерших прошлогодних листьев, имеющих вид сухих пленчатых чешуй. Из почек, находящихся в их пазухах, развиваются новые клубнелуковицы — детки. Клубнелуковицы имеют шафран, гладиолус, безвременник.

2.1. Видоизменения надземных побегов

Метаморфизированные побеги могут служить не только для хранения питательных веществ, воспроизведения и размножения растений, но выполнять и другие функции.

У некоторых растений побеги в процессе развития теряют листья, и фотосинтезирующим органом становится стебель, называемый в этом случае *кладодием*. Обычно он уплощен, как у тропического растения мюленбекии, или гомалокладуса, из семейства гречишных (рис. 185). В узлах хорошо выражены перетяжки, поэтому кладодий выглядит членистым. Во влажных условиях кладодии могут быть олиственными, но в сухую погоду листья

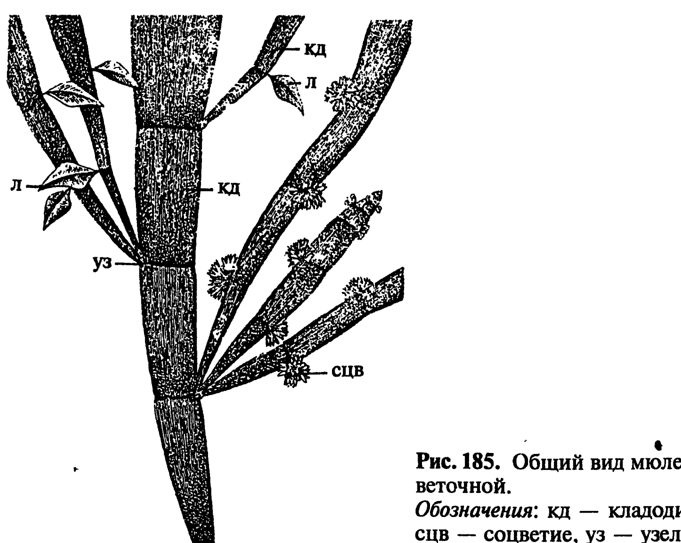


Рис. 185. Общий вид мюленбекии плосковеточной.
Обозначения: кд — кладодии, л — листья, сцв — соцветие, уз — узел

опадают. Как орган фотосинтеза кладодий имеет хорошо развитую хлорофиллоносную ткань, расположенную под эпидермой.

Кладодии, по внешнему виду сходные с листьями, называют *филлокладиями* (рис. 186). Они развиваются из боковых почек, поэтому всегда находятся в пазухе небольшого пленчатого или чешуевидного листа. Филлокладии очень разнообразны. У спаржи перистой, или щетинистой, они мелкие, игольчатые, у спаржи Шпренгера, или густоцветковой, — уплощенные, линейные. Широколанцетные или яйцевидные в очертаниях кожистые филлокладии характерны для видов иглицы, встречающихся в Средиземноморье, Закавказье, Крыму. Как и в листьях, к их верхней и нижней эпидермам примыкает хлорофиллоносная ткань, внутри находится бесцветная паренхима с проводящими пучками. Летом на нижней стороне филлокладия, в его средней части, развивается соцветие, расположенное в пазухе мелкого кроющего листа, осенью и зимой иглица цветет, а весной на филлокладиях созревают оранжевые ягоды (рис. 186 А). У семелы (рис. 186 Б), а также у филлантуса цветки развиваются по краям филлокладия.

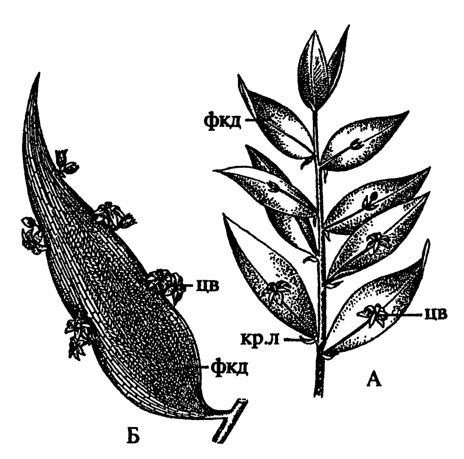


Рис. 186. Филлокладии иглицы (А) и семелы (Б).
Обозначения: кр.л — кроющий лист, фкд — филлокладии, цв — цветки

Филлокладии встречаются не только у покрытосеменных, но и у некоторых голосеменных, в частности, у хвойного растения из семейства ногоплодниковых — филлокладуса. Они образуются из коротких боковых веточек и в процессе развития приобретают внешнее сходство с сегментами листьев папоротников.

Довольно распространенный тип изменения побегов — *колючка* (рис. 187 Б–В). Это сильно одревесневающий безлистный укороченный побег

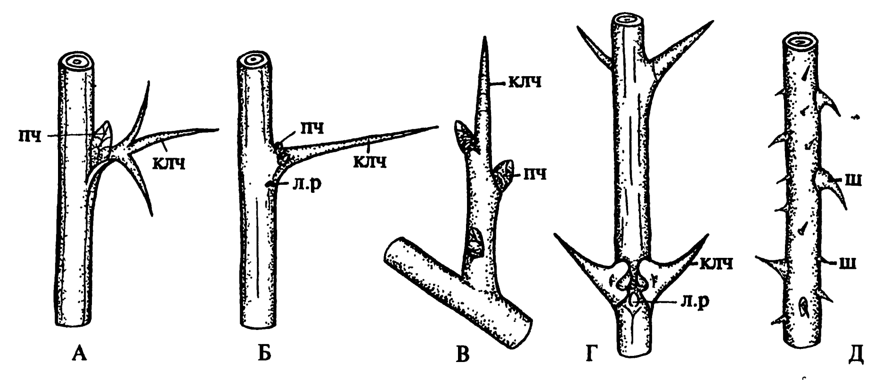


Рис. 187. Колючки и шипы: А — колючка барбариса листового происхождения; Б — колючка боярышника побегового происхождения; В — укороченный побег груши, заканчивающийся колючкой; Г — прилистниковые колючки белой акации; Д — шипы на стебле шиповника.
Обозначения: пч — почка, клч — колючка, л.р — листовой рубец, ш — шип

с острой верхушкой. У боярышника побег, развивающийся весной в пазухе листа, сначала имеет мелкие листья и верхушечную почку. Вскоре верхушечный рост прекращается, листья опадают, стебель сильно одревесневает и превращается в колючку. Так же развиваются колючки у терна. У гледичии они ветвятся. У коллеции крестовидной, произрастающей в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии, укороченные, острые на верхушке боковые побеги уплощены и представляют собой нечто среднее между филлокладиями и типичными колючками. Так как настоящие листья у этого растения рано опадают, то эти образования функционируют в качестве органов фотосинтеза.

Цепляющиеся растения снабжены *усиками*, которые, как и колючки, представляют собой у некоторых растений видоизмененные боковые побеги. У пассифлоры усики простые, неветвистые, с закрученной верхушкой. Они находятся в пазухах листьев, как и цветки. Ветвистые усики винограда представляют собой видоизмененные соцветия. У девичьего винограда окончания разветвленных усиков дисковидно расширены и играют роль присосок, помогающих растению взбираться на опору. Усики побегового происхождения образуются также у тыквы, арбуза, огурца и других представителей семейства тыквенных.

3. Метаморфозы листьев

Нередки случаи, когда видоизменяется не весь побег, а только его листья, причем некоторые их метаморфозы внешне и функционально сходны с метаморфозами побега. Это прежде всего колючки и усики.

Листовые *колючки* свойственны барбарису (рис. 187 А). У очень молодых побегов их нет. Нижние 6–7 листьев имеют черешки и хорошо развитые листовые пластинки с выемчато-пильчатыми краями. Начиная с 8–10 узлов, строение листьев сильно изменяется, черешки становятся более короткими, уменьшаются размеры листовых пластинок, но происходит их расчленение, которое изменяется от перисто-лопастного к перисто-раздельному и перисто-рассеченному на острые узкие сегменты, число которых в той или иной степени редуцируется. Оставшиеся сегменты, представляющие собой по существу жилки бывшей листовой пластинки, впоследствии сильно одревесневают и превращаются в 3–5-рассеченные колючки, в пазухах которых находятся почки или развившиеся из них укороченные побеги.

В колючки могут превращаться и прилистники. Такие парные колючки, находящиеся в основании перисто-сложных листьев, имеют белая акация и карагана (рис. 187 Г).

Усики, характерные для многих представителей семейства бобовых, образуются из верхних частей перисто-сложных листьев.

У чернодревесинной акации, произрастающей в Австралии, исходный тип листа дважды-перисто-сложный. Однако у взрослых растений развитие листа сопровождается расширением черешка (рахиса), приобретающего вид удлиненной листовой пластинки, и редукцией настоящих листочков. Такие листовидные черешки, осуществляющие фотосинтез, называют ***филлодиями*** (рис. 188). Они встречаются и у некоторых бразильских видов кислицы.

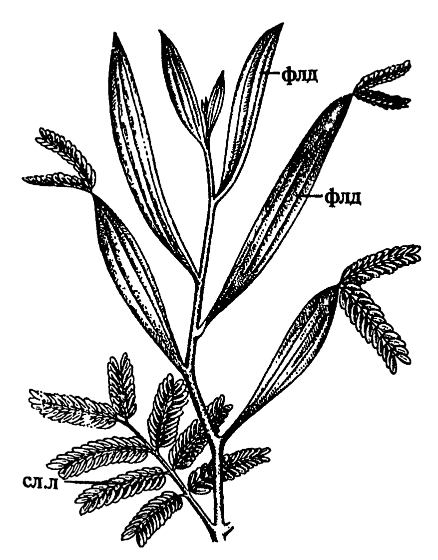


Рис. 188. Дважды-сложноперистые листья и филлодии чернодревесинной акации. *Обозначения*: сл.л — сложный лист, флд — филлодии

Своеобразную форму листьев имеет тропическая лиана — дисхидия Раффлеза, у которой наряду с обычными развиваются также мешковидные листья (рис. 189). Они образуются вследствие срастания краями свертывающихся вдоль средних жилок листовых пластинок, так что верхние их стороны становятся внутренними. Такой мешковидный лист служит для хранения воды, попадающей в него через находящееся наверху отверстие. Через него же внутрь этого органа врастают отходящие от стебля придаточные корни, поглощающие содержащуюся в нем воду.

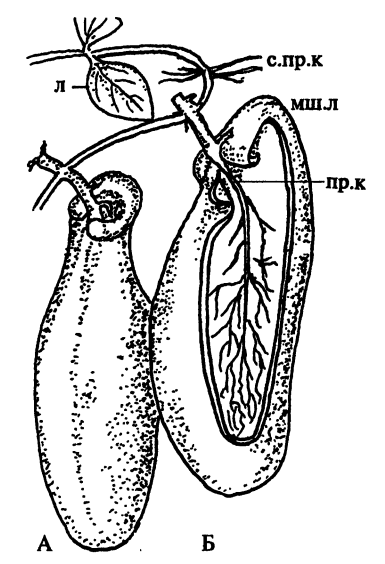


Рис. 189. Мешковидные листья дисхидии: А — общий вид; Б — в разрезе.
Обозначения: л — лист, мш.л — мешковидный лист, пр.к — воздушные придаточные корни, вросшие в мешковидный лист, с.пр.к — стеблевые придаточные корни

3.1. Ловчие листья хищных растений

Большое морфологическое разнообразие свойственно листьям так называемых хищных, или плотоядных, растений. Они принадлежат к разным семействам, живут в разных климатических зонах, среди них есть и водные, и болотные, и эпифитные растения. В этих условиях растения не получают достаточного минерального питания, прежде всего они страдают от недостатка азота. В связи с этим растения выработали ряд приспособлений для переваривания садящихся на их листья мелких беспозвоночных, восполняя, таким образом, недостаток натрия, калия, магния, фосфора, азота. *Ловчими органами* у этих растения служат видоизмененные листья.

Наиболее широко распространена росянка (рис. 48), растущая на торфяных болотах почти повсеместно. Это растение с розеткой листьев, имеющих округлые или овальные листовые пластинки, по краям и на верхних сторонах

которых расположены волоски с красноватыми головками, выделяющими капельки прозрачной густой липкой слизи, к которой прилипает садящееся на лист насекомое. Его движения приводят к изгибанию волосков и обволакиванию насекомого слизью. Продуцируемые растением вещества из класса аминов парализуют животное. Края листа загибаются внутрь, прикрывая добычу, перевариваюшуюся под действием пищеварительных ферментов и других веществ, содержащихся в слизи. Всасывание веществ, освобождающихся при разложении насекомого, осуществляют железистые волоски. Переваривание длится несколько дней, после чего лист раскрывается, на железистых волосках снова появляются капельки слизи.

У североамериканской венериной мухоловки листья расположены розеткой вокруг цветоноса. Черешок листа плоский, фотосинтезирующий, а пластинка представляет собой 2 створки, расположенные под углом одна к другой (рис. 190 А). Края створок с длинными крепкими зубцами. На верхней стороне каждой створки расположены по 3 *чувствительных волоска*. Легкое соприкосновение с ними насекомого приводит к быстрому захлопыванию створок, при этом зубцы заходят друг за друга. Внутренняя (морфологически верхняя) сторона створок богата мелкими красноватыми железками, выделяющими пищеварительные ферменты и муравьиную кислоту, активизирующую их действие.

Более сложно устроен ловчий аппарат у водного растения — пузырчатки (рис. 190 Б). Наряду с перисто-рассеченными фотосинтезирующими листьями она имеет и листья, превратившиеся в косо-яйцевидные или шаровидные ловчие пузырьки диаметром 2–5 мм. Входное отверстие в пузырек окружено разветвленными волосками — *антеннами* и жесткими *щетинками*. Нижний край отверстия утолщен, а верхний образует тонкий эластичный *клапан* с железками на наружной поверхности, выделяющими клейкую сахаристую жидкость, служащую приманкой для мелких беспозвоночных. При легком прикосновении клапан открывается, животное засасывается внутрь пузырька с током воды, после этого клапан закрывается. Внутренняя поверхность пузырька покрыта железистыми волосками, вырабатывающими пищеварительные ферменты.

Жирянка из того же семейства пузырчатковых ведет прикрепленный образ жизни, так как у нее есть корни. Цельные, мясистые, удлиненные узкие листья, собранные в прикорневую розетку, играют роль ловчих аппаратов. Одни железистые волоски, находящиеся на верхней поверхности листа, выделяют в качестве приманки сахаристую жидкость, другие — пищеварительные ферменты. Улавливание добычи и ее переваривание сходно с таковыми у росянки.

У непентеса — тропической лианы, живущей во влажных местообитаниях, наряду с нормальными крупными очередными листьями есть и специфические ловчие листья (рис. 49). Нижняя плоская и широкая часть черешка

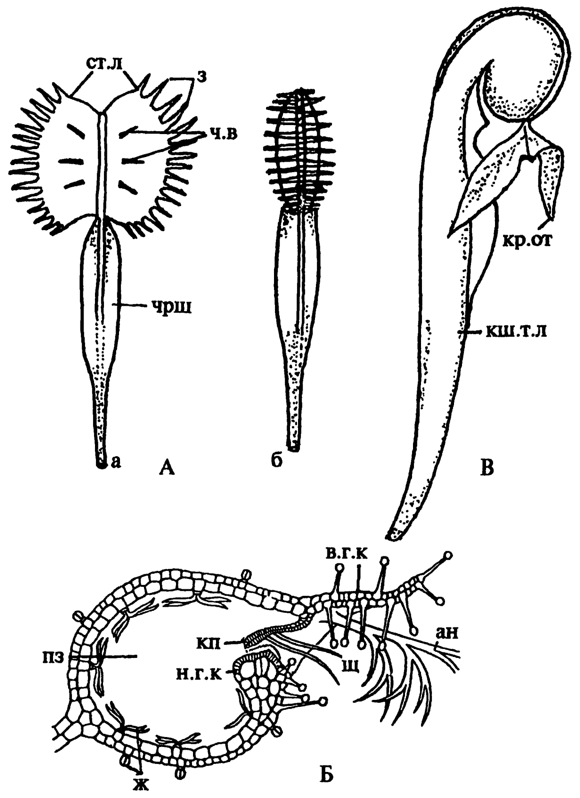


Рис. 190. Ловчие аппараты некоторых хищных растений: А — венерина мухоловка; Б — пузырчатка; В — саррацения.

Обозначения: а — лист с раскрытыми створками (ст.л), б — лист с захлопнувшимися створками, ан — антенны, в.г.к — верхняя губа клапана, ж — железистые волоски и железки, з — зубцы, кп — клапан, кр.от — крыловидная оторочка, кш.т.л — кувшинчато-трубчатый лист, н.г.к — нижняя губа клапана, пз — ловчий пузырек, ч.в — чувствительные волоски, чрш — уплощенный черешок, щ — щетинки

такого листа выполняет функцию фотосинтеза, а верхняя его часть превращена в длинный *усик*, обвивающий ветку дерева-хозяина. На конце усика находится *кувшинчатый орган*, представляющий собой видоизмененную листовую пластинку, верхняя лопасть которой превращена в «зонтик», или *крышечку*, прикрывающую входное отверстие кувшина. Обычно кувшины ярко окрашены: белые, красные, пятнистые, светло-зеленые, крапчатые. Утолщенный верхний край кувшина имеет бороздки, заполненные сладкой жидкостью, выделяемой нектарниками. Внутренняя сторона верхней части кувшина покрыта железками, экскретирующими воск. Прилипая к лапкам насекомого,

привлеченного нектаром, он способствует их скольжению внутрь кувшина, на дне которого находятся железки, выделяющие жидкость с пищеварительными ферментами. Протеолитический фермент непенсин активен только в кислой среде, поэтому железки вырабатывают также муравьиную кислоту, не только активирующую действие фермента, но и играющую роль антисептика. В процессе разложения животных и размножения находящихся в кувшине бактерий возникает запах гнили, привлекающий других насекомых. Переваривание продолжается 5–8 часов, это значительно быстрее, чем у всех других плотоядных растений. У разных видов непентеса кувшины имеют длину от 2,5 до 30 и даже 50 см и могут содержать до 2 л воды. Наиболее крупные кувшины образуются в тех случаях, если усиковидная часть черешка обвита вокруг какой-либо опоры.

Самые крупные ловчие аппараты характерны для представителей тропического семейства саррацениевых (рис. 190 В). Нижние листья саррацении чешуйчатые. Над ними расположена розетка из нескольких крупных короткочерешковых ловчих листьев в виде трубковидного кувшина или урны с широким входным отверстием. У разных видов длина кувшина варьирует от 10–40 до 70–80 см. Они пестро окрашены в пурпурно-желто-зеленые цвета. Кувшин имеет крыловидную оторочку, верхняя часть которой, соответствующая верхней лопасти листовой пластинки, прикрывает отверстие в виде крыши, препятствуя попаданию внутрь дождевой воды. Оторочка имеет также нектароносные железки с приятным ароматом вырабатываемого ими секрета и жесткие, длинные, вниз направленные волоски, благодаря которым севшее на оторочку насекомое может двигаться только вниз, к отверстию кувшина. Внутренняя поверхность его ребристая, между ребрами, по ложбинкам стекает нектар, увлекая насекомое в кувшин. Его скольжению на дно кувшина способствует гладкая «отполированная» внутренняя поверхность этого органа. Пищеварительные железки находятся на дне кувшина. Есть сведения, что железки способны выделять антисептические вещества, благодаря которым процессы разложения находящихся в кувшине животных не сопровождаются гнилостным запахом.

Таким образом, ловчие аппараты, характерные для некоторых растений, живущих в разных географических, климатических и экологических условиях, представляют собой весьма сложные структурно-функциональные системы, обеспечивающие нормальное питание растений.

4. Метаморфозы корней

Видоизменяться могут все типы корней: главный, боковые и придаточные. Широко распространены *запасающие корни*.

Корнеплоды формируются в первый год жизни растений. Морфологически это сложные образования, состоящие из главного корня, гипокотиля

и укороченного стебля, несущего розетку листьев. Корнеплоды богаты сахарами, клетчаткой, витаминами, эфирными маслами, многими солями, а также пигментами. Они свойственны двулетним растениям, среди которых много огородных: редька, редис, репа, морковь, петрушка, свекла. На второй год жизни у растений появляется цветоносный побег, использующий для своего развития накопленные в корнеплоде питательные вещества и образующий плоды и семена.

У моркови, сахарной свеклы бóльшую часть корнеплода составляет главный корень, у кормовой свеклы сильно утолщены основание главного корня и гипокотиль, у обыкновенной (столовой) свеклы, редиса, редьки, репы запасные вещества сосредоточены, главным образом, в гипокотиле (рис. 191).

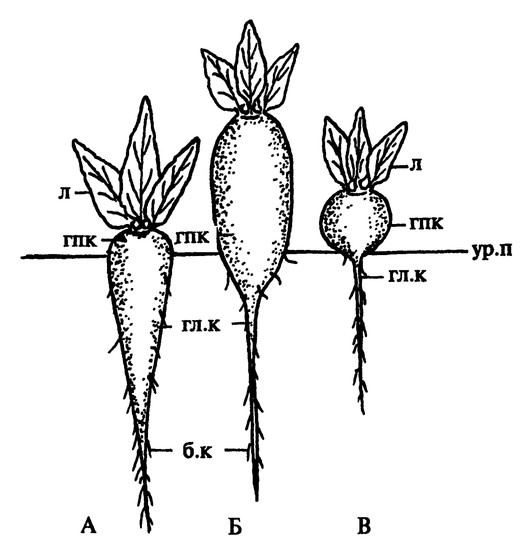


Рис. 191. Схема строения корнеплодов свеклы: А — сахарная свекла; Б — кормовая свекла; В — обыкновенная столовая свекла.
Обозначения: б.к — боковые корни, гл.к — главные корни, гпк — гипокотиль, л — листья, ур.п — уровень почвы

Молодые корни этих растений имеют одинаковый план строения. Диархные проводящие пучки окружены широкой первичной корой. Вторичное утолщение, как у большинства двудольных, начинается очень рано, сопровождаясь отмиранием и сбрасыванием первичной коры и развитием на поверхности корня перидермы. Камбий образует 2 крупных коллатеральных пучка и 2 широких паренхимных луча. Корнеплоды различаются

соотношением объемов вторичных ксилемы и флоэмы. У моркови, петрушки флоэмы больше, чем ксилемы (рис. 192 А), у редьки, редиса ксилемы больше, чем флоэмы (рис. 193 А). Обе ткани богаты сочной паренхимой, одревесневших элементов, в том числе сосудов, немного. Во флоэме у моркови встречаются схизогенные вместилища с эфирными маслами (рис. 192 Б), у редьки — одиночные идиобласты (рис. 193 Б).

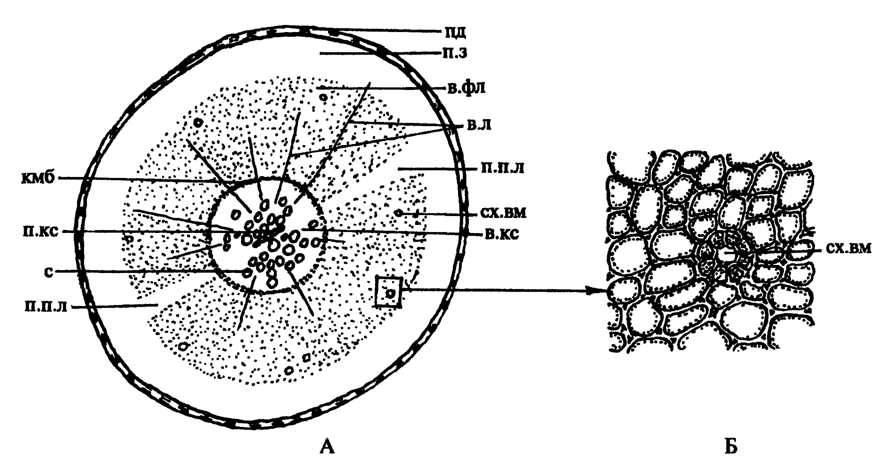


Рис. 192. Схема строения корнеплода моркови (А) и фрагмент вторичной флоэмы (Б). *Обозначения*: в.кс — вторичная ксилема, в.л — вторичные лучи, в.фл — вторичная флоэма, кмб — камбий, пд — перидерма, п.з — паренхимная зона, п.кс — первичная ксилема, п.п.л — первичные паренхимные лучи, с — сосуды, сх.вм — схизогенное вместилище выделений

Более сложное строение имеет корень в корнеплоде свеклы (рис. 194). После образования 2 коллатеральных пучков и стольких же паренхимных лучей, камбий прекращает деятельность, и дальнейшее утолщение осуществляется работой добавочных камбиев. Первый добавочный камбий закладывается в перицикле, клетки которого делятся тангентальными перегородками. Наружный слой образовавшихся клеток превращается в феллоген, а внутренний — в добавочный камбий. Его клетки также делятся в тангентальных плоскостях, производя меристематическую ткань, наружный слой которой дает начало второму добавочному камбию, а внутренний, отложив несколько слоев паренхимных клеток, формирует коллатеральные пучки и межпучковую паренхиму. После окончания работы этого камбия активизируется второй добавочный камбий, образующий наружу третий добавочный камбий, а внутрь — коллатеральные пучки и паренхиму. В утолщении корня могут участвовать до 7–8 добавочных камбиев, но наиболее активно работают самые внутренние. Периферические камбии нередко образуют только

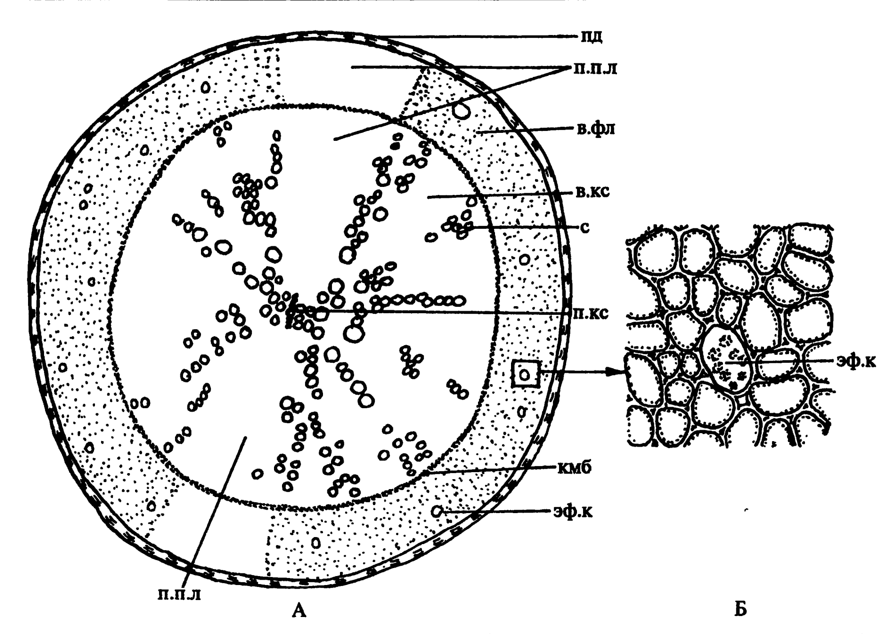


Рис. 193. Схема строения корнеплода редьки (А) и фрагмент вторичной флоэмы (Б). *Обозначения*: в.кс — вторичная ксилема, в.фл — вторичная флоэма, кмб — камбий, пд — перидерма, п.кс — первичная ксилема, п.п.л — первичные паренхимные лучи, с — сосуды, эф.к — эфиромасляная клетка

паренхиму или вовсе не приступают к работе. Так же, как и корень, — с помощью добавочных камбиев — утолщается и гипокотиль свеклы.

Корневыми клубнями, или *корневыми шишками*, называют видоизменения боковых и придаточных корней, запасающих питательные вещества. Утолщению подвергается либо апикальная часть корня, либо базальная, как у георгины, спаржи, либо средняя, как у зопника клубненосного, либо на корнях образуются четковидные вздутия, как у заячьей капусты (рис. 195). У некоторый растений, например, у георгина, утолщаются не только придаточные корни, но и главный (рис. 196).

Размеры корневых клубней сильно варьируют. Особенно крупные они у ямса — тропического однодольного растения из семейства диоскорейных, у которого подземные клубни весят до 40–50 кг, чаще их вес достигает 5–6 кг. В них много крахмала, поэтому местное население использует ямс как пищевое растение.

Корневые клубни служат не только для депонирования веществ запаса. У многих растений они участвуют в ежегодном возобновлении и вегетативном размножении. У любки, ятрышника, офриса и других представителей семейства орхидных каждое растение имеет 2 корневых клубня (рис. 197).

пд
п
п.п.л
в.фл
п.кс
в.кс
д.п.п
д.кмб
п.п.л

Рис. 194. Схема строения корнеплода свеклы.
Обозначения: в.кс — вторичная ксилема, в.фл — вторичная флоэма д.кмб — добавочный камбий, д.п.п — проводящие пучки, образованные добавочными камбиями, п — паренхима, пд — перидерма, п.кс — диархная первичная ксилема, п.п.л — первичные паренхимные лучи

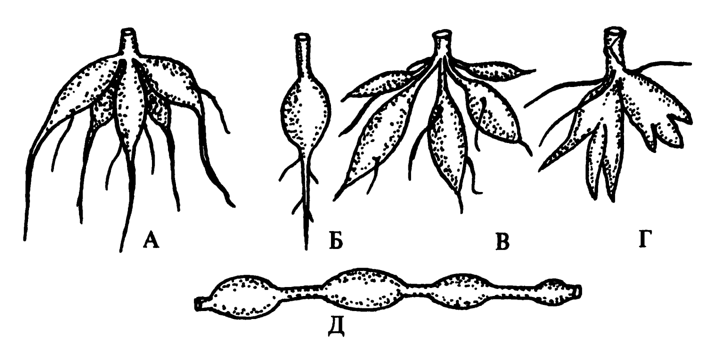


Рис. 195. Корневые клубни, развивающиеся из разных частей корня: А — базальной; Б — средней; В — апикальной; Г — из всего корня; Д — из четковидных утолщений корня

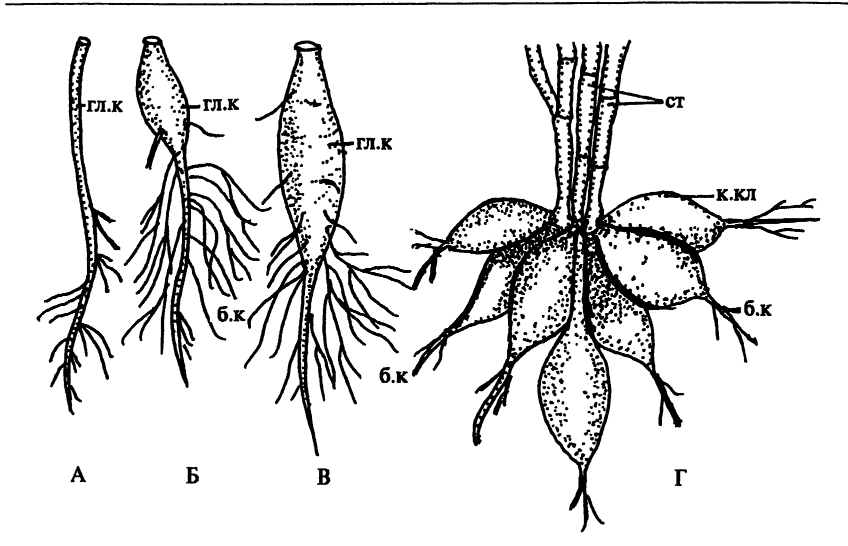


Рис. 196. Запасающие подземные органы георгины: А–В — разные стадии утолщения главного корня; Г — корневые клубни.
Обозначения: б.к — боковые корни, гл.к — главный корень, к.кл — корневые клубни, ст — стебли

Один из них — прошлогодний — более темный, сморщенный, мягкий. Его питательные вещества используются цветоносным побегом, развивающимся из почки, находящейся в верхней части клубня. В конце вегетационного периода этот клубень отмирает. Другой клубень, формирующийся в текущем году, более плотный, в нем откладываются вещества, синтезированные цветоносным побегом. На следующий год, образовав, в свою очередь, цветоносный побег, он также отмирает.

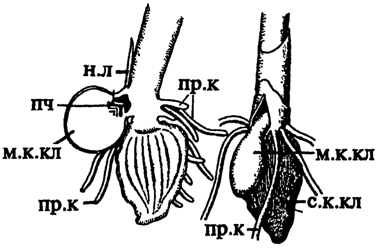


Рис. 197. Парные корневые клубни орхидеи.
Обозначения: м.к.кл — молодые корневые клубни, н.л — низовой лист, пр.к — придаточные корни, пч — почка, с.к.кл — старый корневой клубень

Особую группу корней, близкую к запасающим, составляют втягивающие, или *контрактильные* корни. Они развиваются у луковичных (лука, пролески), клубнелуковичных (шафрана, безвременника) однодольных и некоторых корневищных двудольных, например у водосбора и пиона. Эти недолговечные, длинные, крепкие и мясистые корни, растущие вертикально вниз и не имеющие корневых волосков, содержат в коровой паренхиме большое количество водорастворимых сахаров, преимущественно глюкозу. Корни втягивают растение

вглубь почвы. При этом запасы углеводов быстро расходуются, корень становится поперечно-морщинистым и сильно укорачивается.

Видоизменения корней часто связаны с необходимостью усиления их опорной функции.

У некоторых тропических деревьев, в частности, у ряда видов фикуса, стеркулии образуются плоские *досковидные* корни. Они отходят от ствола на высоте от 1 до 3 м и характеризуются несимметричным утолщением, наиболее активным с наружной по отношению к стволу стороны. Ветвясь, корни образуют вокруг ствола камеры. Такие корни служат надежной опорой для сравнительно тонкого ствола, несущего обычно мощную крону, позволяя дереву противостоять сильному ветру.

В функциональном отношении с ними сходны *ходульные* корни, чаще всего встречающиеся у тропических растений, произрастающих на морских побережьях и подверженных действию приливов и отливов. Ходульные корни образуются у авиценнии, ризофоры, пандануса. По происхождению это стеблевые придаточные корни, развивающиеся, как и досковидные, на высоте 1,5–3 м и более. Их надземные части прямые, подземные — сильно разветвленные. Во время приливов корни находятся в воде, во время отливов — верхние части корней оголяются. У некоторых панданусов нижняя часть ствола с возрастом отмирает, а верхняя, несущая многочисленные длинные плотные листья, держится на корнях, как на ходулях. Прочность корней достигается мощным развитием в них механической ткани — склеренхимы, составляющей периферический цилиндр и обкладки проводящих пучков. Небольшие ходульные корни имеет кукуруза.

К группе опорных корней принадлежат и *корни-подпорки* (рис. 198), развивающиеся у произрастающего в Индии бенгальского фикуса, или баньяна. На крупных горизонтальных ветвях взрослого растения образуются многочисленные придаточные корни без волосков, гирляндами свешивающиеся вниз. Они растут медленно, многие из них отмирают, а оставшиеся достигают почвы и укрепляются в ней, сильно разветвляясь при этом. Надземная часть такого корня утолщается и становится похожей на ствол. Ветвь с корнями-подпорками получает минеральное питание и воду не из главного ствола,

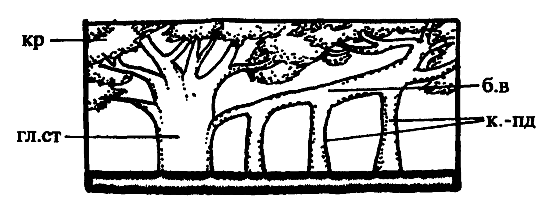


Рис. 198. Схема строения баньяна.
Обозначения: б.в — боковая ветвь, гл.ст — главный ствол, к.-пд — корни-подпорки, кр — крона

а из корня. Не случайно поэтому в месте отхождения от ствола ветви тоньше, чем в удаленных от него частях. У крупных баньянов бывает до 1 000 корней-подпорок. Каждое такое дерево похоже на рощу внушительных размеров, занимающую площадь до 2 га.

У других видов фикуса корни ведут себя иначе. Семена этих растений прорастают в кроне какого-либо дерева, куда их заносят птицы и животные. Корень проростка растет вниз и закрепляется в почве. Его разветвления оплетают ствол дерева-хозяина. Срастаясь между собой, корни образуют «чехол», сдавливающий ствол, который постепенно отмирает, а фикус выносит свою крону в первый ярус древостоя. Такие растения называют «удушителями».

Опорную роль играют и *корни-прицепки*, свойственные некоторым лианам, например, плющу и ванили. С их помощью растения поднимаются вверх по стволам деревьев или другим опорам.

Из корней, осуществляющих функцию защиты от повреждения животными, следует отметить встречающиеся у некоторых растений *корни-колючки*. Они развиваются, например, на гипокотильных клубнях мирмекодии, растущей в тропических лесах Юго-Восточной Азии. Ее крупные клубни имеют внутри систему ходов и полостей, в которых живут муравьи. Они заносят в эти полости гумус, что улучшает питание растения.

Для питания растений-паразитов служат *корни-присоски*. У повилики с рано отмирающим первичным корнем, стебель, обвивающийся вокруг растения-хозяина, образует выросты — *гаустории*, проникающие в древесину, обеспечивающую повилку питанием.

Воздушные корни (рис. 199 А), не соприкасающиеся с субстратом, свойственны, в основном, эпифитам влажных тропических лесов — орхидеям

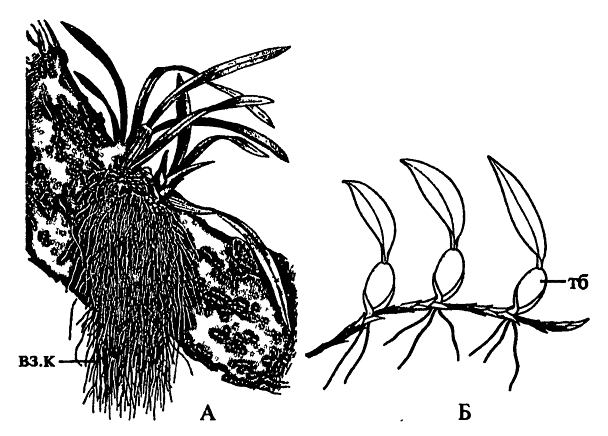


Рис. 199. Общий вид эпифитной орхидеи с воздушными корнями (А) и туберидии (Б).
Обозначения: вз.к — воздушные корни, тб — туберидии

и представителям семейства ароидных. Эти корни имеют веламен — многослойный наружный покров из мертвых клеток, впитывающих воду пористыми оболочками, с хорошо развитыми спиральными утолщениями (рис. 30). С внутренней стороны веламен граничит с однослойной экзодермой. Корень выглядит мертвым из-за бесцветности веламена, однако находящаяся под экзодермой первичная кора содержит хлоропласты и фотосинтезирует, так как свет свободно проникает через веламен. Внутренний слой первичной коры дифференцирован в эндодерму с подковообразными утолщениями клеточных стенок, проводящая система корня, как у всех однодольных, полиархная, внутренняя часть занята паренхимой.

Ассимилирующие корни развиваются у некоторых водных растений, например, у водяного ореха, или чилима, встречающегося в пресных водах умеренной климатической зоны (рис. 200). Эти стеблевые придаточные корни гребневидно рассечены. У чилима есть листья, поэтому корни только усиливают фотосинтезирующий аппарат растения.

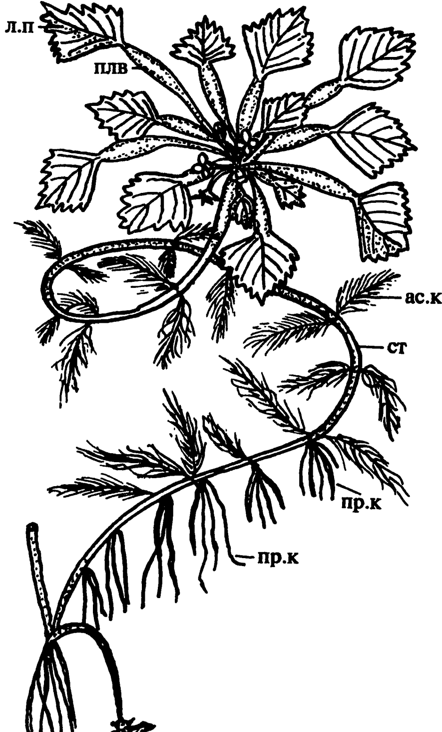


Рис. 200. Общий вид водяного ореха (чилима).
Обозначения: ас.к — ассимилирующие корни, л.п — листовая пластинка, пл — плод, плв — поплавок (утолщенный черешок), пр.к — придаточные корни, ст — стебель

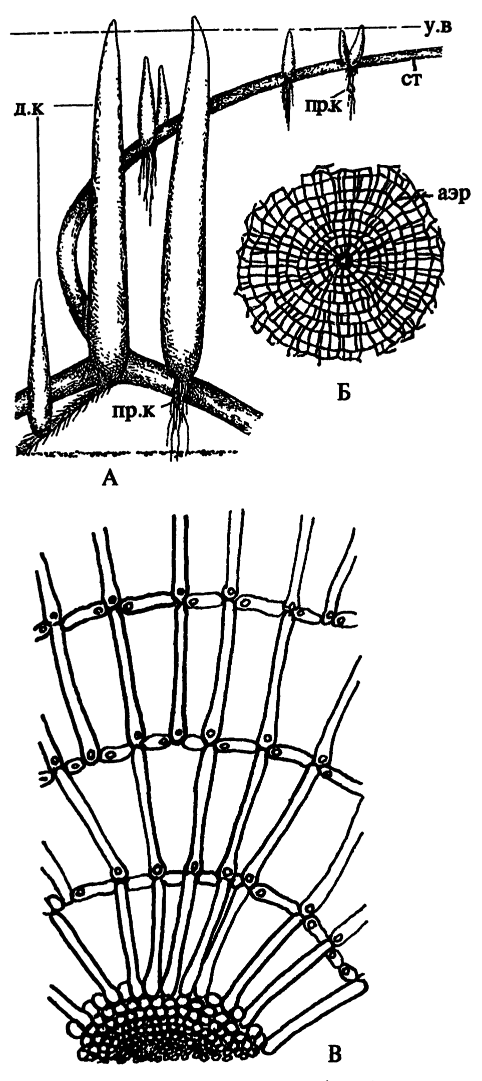


Рис. 201. Общий вид жюссеи (А) и аэренхима (Б, В) корня.
Обозначения: аэр — аэренхима, д.к — дыхательные корни (пневматофоры), пр.к — придаточные корни, ст — стебель, у.в — уровень воды

У представителей семейства подостемовых, распространенных в тропических странах, где они живут в быстрых горных реках, корни нередко оказываются единственными органами, осуществляющими фотосинтез. Эти

уплощенные, листовидные или напоминающие слоевища корни плотно прижимаются к каменистому субстрату с помощью ризоидоподобных волосков и дисковидно расширяющихся на концах выростов, похожих на присоски.

Дыхательные корни — *пневматофоры*, обладающие отрицательным геотропизмом и растущие вертикально вверх, свойственны некоторым субтропическим и тропическим растениям. Из древесных растений такие корни имеет болотный кипарис. Они растут вокруг ствола дерева на довольно большой территории, выступая над поверхностью почвы в виде пеньков высотой до нескольких десятков сантиметров. Пневматофоры представляют собой ответвления длинных горизонтальных подземных корней дерева. Снаружи они покрыты перидермой с чечевичками, внутри них хорошо развита губчатая ткань, межклетники которой заполнены воздухом.

У жюссеи ползучей — южноамериканского водного растения — верхушки беловатых пневматофоров выступают над водой (рис. 201). Центральный цилиндр в корне развит слабо, но первичная кора очень мощная. Она состоит из аэренхимы с многочисленными воздухоносными полостями.

Как бы ни различались метаморфозы корней по внешнему виду и функциям, их корневая природа всегда может быть установлена по наличию в них центрального цилиндра с радиальным проводящим пучком и экзархной первичной ксилемой.

5. Понятия о гомологичных и аналогичных органах, редукции, конвергенции и параллелизме

Материал, изложенный в предыдущих разделах, показывает, что многообразие метаморфозов связано с исходной мультифункциональностью вегетативных органов и способностью растений наиболее активно реализовать те функции, которые лучше всего обеспечивают их приспособление к исторически сложившимся условиям обитания вида.

Метаморфозы можно классифицировать по 2 основным признакам: по их происхождению из того или иного вегетативного органа и по функциональному принципу.

В первом случае говорят о метаморфозах всего побега или его органов (стебля и листа) и метаморфозах корня. Функциональные метаморфозы более многообразны и составляют несколько типов.

1. *Запасающие*, накапливающие органические вещества, воду и воздух, сосредоточенный в межклетниках и крупных полостях. Это корнеплоды, корневые и побеговые клубни, корневища, луковицы, воздушные корни эпифитных растений тропического леса, пневматофоры.

2. *Питающие*, в свою очередь подразделяемые на 2 группы: а) фотосинтезирующие (кладодии, филлокладии, ассимилирующие корни водных

растений и воздушные корни эпифитных орхидей); б) органы, поглощающие готовые питательные вещества из тканей других растений, например, гаустории, а также использующие в качестве источника питания животных — ловчие листья хищных растений.

3. *Защитные*, предохраняющие растения от повреждения животными. Это прежде всего разнообразные колючки, которые необходимо отличать от шипов, представляющих собой не метаморфозы вегетативных органов, а их поверхностные разрастания — эмергенцы (рис. 187 Д).

4. *Опорные*, позволяющие растению удерживаться на какой-то опоре и обеспечивающие определенную ориентацию растения. К таким структурам принадлежат корни-прицепки, корни-подпорки, ходульные и досковидные корни, а также усики.

5. Органы, служащие для *вегетативного размножения* — клубни, корневища, луковицы, столоны.

Последние примеры показывают, что метаморфозы, как и обычные вегетативные органы, могут выполнять не одну, а несколько взаимосвязанных функций. Одну и ту же функцию могут осуществлять метаморфозы разного происхождения, имеющие не только морфологическое, но и анатомическое сходство.

Так, все запасающие органы обычно мясистые, богатые паренхимой. Органы, выполняющие механическую роль, характеризуются сильным одревеснением, придающим им твердость и прочность. Ассимилирующие органы обычно уплощены, в них всегда развита хлоренхима, расположенная непосредственно под прозрачной покровной тканью.

Установить, какой конкретно вегетативный орган подвергся видоизменению, можно на основании трех главных критериев: *общего плана* их *строения*, *расположения* по отношению к другим органам и особенностям их *заложения* и *развития*.

Органы одинакового происхождения, но специализировавшиеся в выполнении разных функций, называют *гомологичными*. Гомологичны корневища, клубни, луковицы, колючки боярышника, кладодии, филлокладии, усики винограда и тыквы, так как все они исторически развились из листостебельного побега. Это подтверждается их развитием из почек, закладывающихся на конусе нарастания главного побега, так же, как и почки надземных побегов. Гомология обычно связана с *редукцией*, то есть недоразвитием тех или иных органов или внутренних структур. В вышеприведенных примерах редуцированы листья. В корневищах они представляют собой мелкие чешуевидные образования. В клубне картофеля листья *абортированы*, от них остались только «бровки», окаймляющие глазки. В запасающих метаморфозах из проводящих тканей флоэма развита лучше ксилемы, так как по ней в видоизмененный орган поступают синтезированные растением вещества.

Органы, сходные функционально, а в связи с этим и морфологически, но разные по происхождению, называют *аналогичными*. Аналогичны корневые и побеговые клубни. И те, и другие представляют собой мясистые образования с запасом питательных веществ, но первые из них до конца жизни сохраняют радиальное расположение экзархной первичной ксилемы, а вторые — проводящую систему стеблевого типа. Аналогичны колючки боярышника и барбариса. О побеговой природе колючек боярышника свидетельствует не только наличие на ранней стадии их развития мелких листьев и почек, но и расположение колючки в пазухе листа, где должна находиться боковая почка или сформировавшийся из нее боковой побег. Колючка барбариса, находящаяся под укороченным побегом, по своему положению соответствует кроющему листу. Аналогия, как и гомология, тоже часто связана с редукцией. Развитие колючки боярышника сопровождается редукцией листьев, а колючки барбариса — редукцией мезофилла.

Аналогия лежит в основе *конвергенции*. Этим термином обозначают независимое развитие сходных морфологических признаков у растений разных систематических групп, живущих в одинаковых условиях внешней среды.

Ярким примером конвергенции служит кактусообразный облик растений, произрастающих в пустынях. Он свойствен представителям разных семейств: кактусовых, молочайных, сложноцветных, ластовневых и других. В сочных стеблях этих растений много паренхимы, клетки которой содержат слизь, удерживающую воду. Эти растения называют стеблевыми суккулентами, они обычно безлистны. Правда, у некоторых из них, например, у циссуса из семейства виноградовых, видов крестовника из семейства сложноцветных и других растений молодые побеги имеют листья, но они рано опадают. У многих видов кактуса многолетние зеленые стебли покрыты колючками, представляющими собой видоизмененные почечные чешуи, составляющие своеобразные почки — ареолы. У некоторых видов листья закладываются на конусе нарастания побега в виде очень мелких бугорков, из которых в результате деления и разрастания клеток развиваются лишь основания листьев, метаморфизированные в сосочки или ребра.

Отсутствие типичных листьев уменьшает транспирацию, что в условиях засушливого климата имеет очень большое значение. В то же время колючки могут конденсировать водяные пары, находящиеся в воздухе. Они защищают растение также от поедания животными.

Наряду с конвергенцией в растительном мире широко распространен также *параллелизм*, под которым тоже понимают независимое развитие сходных признаков, но у близкородственных групп организмов, характеризующихся генетической общностью и сходством процессов развития. Результатом параллелизма можно считать наличие луковиц у разных видов семейства

лилейных (лилии, тюльпана, рябчика, гусиного лука и других) и корневищ у представителей близкого ему семейства ландышевых (ландыша, майника, купены).

Понятия аналогии, гомологии, редукции, конвергенции, параллелизма, рассмотренные на примере метаморфизированных вегетативных органов, широко используются и при анализе репродуктивных структур, что имеет очень важное значение для выяснения происхождения разных групп растений и их эволюции.

Глава 13

Общие закономерности морфогенеза растений

Морфологическое разнообразие живых организмов объясняется тем, что в процессе развития разные их части различаются характером, скоростью роста и особенностями дифференциации. Возникая в определенной последовательности, эти различия могут прогрессивно нарастать или, наоборот, нивелироваться, что также происходит в определенном порядке до тех пор, пока не образуется какая-то своеобразная структура. Несмотря на специфичность развития разных организмов, в ходе их морфогенеза проявляется действие закономерностей, присущих всему органическому миру: полярности, симметрии, корреляции, способности к регенерации.

Полярность — определенная ориентация органов и всего растения в пространстве, связанная с наличием продольной оси, вдоль которой расположены боковые органы. Оба конца этой оси различны в морфолого-физиологическом отношении. Один из этих концов называют нижним, или базальным, другой — верхним, или апикальным.

Полярность у высших растений проявляется не только в том, что на нижнем полюсе развивается корень, а на верхнем — побег, но и в осуществлении некоторых физиологических процессов, например, акропетальном транспорте воды по ксилеме и базипетальном перемещении по флоэме растворов продуктов ассимиляции, а также ростовых веществ — ауксинов.

Полярность присуща не только всему организму, но и каждому его органу, тканям и отдельным клеткам. Ее объясняют наличием в клетках определенным образом ориентированных молекул. Считать полярность изначальным свойством любой структуры, по-видимому, нельзя. Имеются факты, доказывающие, что самые молодые, недифференцированные клетки не полярны. Таковы, например, только что образовавшиеся споры, «полярные» молекулы которых сначала расположены беспорядочно. После установления в клетке какого-то градиента, обусловленного неравномерными действиями внутренних факторов, а также факторов внешней среды, эти молекулы приобретают специфическую ориентацию, и структура становится полярной. Примером первоначально неполярных клеток могут служить только что образовавшиеся зиготы морской бурой водоросли — фукуса. Если их подвергать одностороннему освещению, то примерно через 14 часов на теневой стороне появляется выступ — зачаток будущего ризоида,

прикрепляющего прорастающую зиготу к субстрату. Перед этим наблюдается смещение большого количества клеточных органоидов и ионов кальция к «ризоидальной» части зиготы (происходит ее поляризация), и с этого момента изменить полярность действием каких-либо других факторов невозможно.

Свет оказывает влияние и на поляризацию спор хвощей: плоскость первого деления споры перпендикулярна падающему свету.

У высших растений полярность проявляется тем сильнее, чем выше степень их морфолого-анатомической дифференциации. Так, в молодом возрасте печеночник маршанция может образовывать специальные структуры, участвующие в размножении (выводковые корзинки с выводковыми телами), на обеих сторонах таллома, в более зрелом возрасте — только на его верхней стороне, а на нижней стороне таллома развиваются ризоиды. Если отрезок этого таллома перевернуть нижней стороной вверх, то нередко ризоиды образуются и на морфологически верхней стороне, обращенной в этом случае к почве, но при этом мощного развития они никогда не достигают.

У растений, имеющих корне-побеговую организацию, такое изменение полярности практически невозможно. Полярность выражена уже при первом делении зиготы: одна из образовавшихся клеток впоследствии дает начало собственно зародышу, другая — подвеску.

Экспериментальное доказательство существования полярности было получено в XIX веке на черенках ивы, помещенных во влажные условия. Одни из этих черенков ориентировали нормально, нижним концом вниз, другие — нижним концом вверх. Независимо от ориентации, наиболее интенсивное образование придаточных корней происходило на морфологически нижнем конце черенка, а побегов — из почек, находящихся на его верхнем конце.

Подобные опыты были проведены на отрезках корней цикория, щавеля, одуванчика, помещенных во влажный песок. Во всех случаях, какие бы малые размеры не имели эти черенки, корни появлялись на их морфологически нижних, а побеги — на морфологически верхних концах. Таким образом, было показано, что и побеги, и корни обладают физиологической полярностью, которая присуща составляющим эти органы тканям.

Наряду с продольной, существует и поперечная, точнее, радиальная полярность: клубень однодольного растения — диоскореи — разрезали поперек, сегменты помещали во влажные условия, при этом корни развивались на периферии каждого сегмента, а побеги — в его центральной части.

Полярность оказывает влияние и на плоскость деления некоторых клеток, каким-то образом воздействуя на ориентацию митотического веретена: при интеркалярном росте междоузлий оси митотических веретен обычно параллельны продольной оси стебля, а клеточные перегородки перпендикулярны ей.

Перед развитием корневых волосков клетки ризодермы обычно делятся: нижняя из образующихся клеток становится трихобластом, верхняя — атрихобластом.

Полярность — весьма сложное явление, многие стороны которого до сих пор остаются неясными, но существующие факты свидетельствуют, что она стабильна и практически необратима и что полярность тканей обусловлена полярностью составляющих их клеток.

Симметрия — упорядоченное расположение повторяющихся частей организма по отношению к геометрической оси. Она проявляется и во внешнем, и во внутреннем строении растений.

Большинство животных и растений имеют более или менее вытянутую форму тела, то есть у них хорошо выражена продольная ось. Через нее можно провести много плоскостей симметрии, две, одну или ни одной. В первом случае органы растения называют радиально-симметричными, во втором — билатерально-симметричными, в третьем — моносимметричными, в четвертом — асимметричными.

Во внешнем строении радиальная симметрия проявляется в расположении листьев на стебле, особенно, если листорасположение супротивное или мутовчатое. Спиральное, или очередное, листорасположение усложняет проявление симметрии, но и в этом случае всегда можно найти листья, находящиеся на одной ортостихе.

Радиальная симметрия, проявляющаяся в упорядоченном расположении боковых корней на главном корне, сочетается с внутренней симметрией — наличием в нем радиального пучка первичных проводящих тканей.

Моносимметричны листья большинства растений, плоскость симметрии которых проходит вдоль средней жилки, как у липы, березы, клена. У вяза, бегонии эта плоскость не делит лист на две одинаковые полупластинки. Одна из них всегда короче другой или отличается от нее какими-либо другими признаками. Это примеры асимметричных органов.

Билатеральная симметрия характерна для уплощенных органов, через которые можно провести 2 взаимно перпендикулярные плоскости: одна из них делит орган на переднюю и заднюю части, другая — на правую и левую. Этот тип симметрии встречается преимущественно у вертикально растущих частей растения, например, у кладодиев мюленбекии (рис. 185).

Нередко билатеральными называют дорзивентральные органы. Это неверно. На самом деле эти органы моносимметричны, у них одинаковы правая и левая половины, в каждой из которых верхняя сторона отличается от нижней. Дорзивентральность свойственна органам, ориентированным, главным образом, горизонтально: талломам печеночников, корневищам, побегам, испытывающим одностороннее влияние какого-то фактора внешней среды: света, влажности субстрата и других. Дорзивентральность хорошо выражена у листьев: верхняя сторона листовой пластинки обычно темнее нижней,

столбчатый мезофилл лучше всего развит на верхней стороне пластинки, губчатый — на нижней.

Корреляция — согласованность развития разных структур, их тесная взаимосвязь, существование которой объясняет, почему изменение одной из них неизбежно влечет и изменение другой.

Наиболее четко выражены корреляции, обусловленные питанием: изменение внешних условий, отражающееся на фотосинтетической активности побега, влияет и на скорость роста корня.

На наличии коррелятивных связей между побегом и корнем основано карликовое плодоводство, особенно разведение яблони. В этих случаях для подвоев используют низкорослые, карликовые яблони — парадизки, а для привоя — глазки или черенки высокорослых яблонь ценных сортов. Привитые растения оказываются низкорослыми, так как корневая система подвоев не может полностью удовлетворить потребности высокорослого растения.

Корреляции существуют между размерами семени и проростка. Из мелких, «щуплых» семян с недостаточным количеством питательных веществ развиваются более слабые проростки, чем из крупных семян. Однако впоследствии, когда молодые растения перейдут на самостоятельное питание, различия между ними при благоприятных условиях обычно исчезают.

Корреляции проявляются в тех случаях, когда необходимо как-то компенсировать утраченную часть растений. У большинства растений, особенно с моноподиально нарастающими побегами, верхушечная почка главной оси развита лучше боковых. В этом проявляется апикальное доминирование. Если верхушечная почка погибнет, то ее роль начинает выполнять верхняя пазушная почка. Это часто происходит у ели с отломанной верхушкой. Ствол дерева продолжает расти, но не бывает ровным, как у нормального растения.

Удаление у хлопчатника верхушечной почки (так называемую *декапитацию*) осуществляют для того, чтобы снять *апикальное доминирование* и добиться лучшего развития плодущих боковых побегов. С этой же целью прищипывают главный корень при пикировке, то есть пересадке рассады. Это вызывает активное образование боковых корней.

Существуют корреляции и во внутреннем строении. Так, определенная закономерность существует в заложении зачатков боковых корней: у одних растений они закладываются против тяжей первичной ксилемы, у других — против тяжей флоэмы, у третьих — в промежутках между тяжами этих проводящих тканей.

Таким образом, корреляции отражают взаимосвязь всех частей растения.

Регенерация — способность восстанавливать целостность организма — очень важное свойство растений и животных. Она не только способствует залечиванию поврежденных мест, но составляет также основу вегетативного размножения растений.

Активность регенерации тесно связана со степенью морфолого-анатомической дифференциации растения и его органов: чем она выше, тем

регенерационная способность слабее, сильно специализированные органы в естественных условиях ее вообще утрачивают.

Регенерация может иметь только *защитный, восстановительный* характер и может привести к образованию зачатков новых органов. И та, и другая связаны с возможностью живых клеток дедифференцироваться, то есть при соответствующих условиях возвращаться в эмбриональное состояние. При этом в клетках увеличивается количество цитоплазмы, размеры ядер, интенсифицируется обмен веществ, утончаются оболочки. Клетки принимают характер меристематических и восстанавливают способность к делению.

Защитная регенерация происходит при поранениях. Чаще всего в этих случаях из окружающих рану живых клеток вычленяются клетки *раневой меристемы*, которая по существу представляет собой феллоген, образующий раневую пробку, покрывающую поврежденную поверхность. У некоторых растений регенерируют ткани, расположенные под раной. Так, у капусты кольраби при срезании с клубня перидермы под местом среза живые клетки дифференцируются в эпидерму с устьицами.

Второй тип регенерации называют *репродуктивным*, так как он приводит к образованию зачатков органов. В этих случаях близ раневых зон происходит меристематизация тканей и возникает *каллус* в виде нароста из тонкостенных паренхимных клеток. В каллусе закладываются меристемы будущих конусов нарастания почек и/или корней. Формирование этих структур восстанавливает нарушенное равновесие в организме. В некоторых случаях каллус не образуется, а зачатки органов возникают непосредственно в живых тканях, находящихся близ раневой поверхности. Наибольшая регенерационная способность характерна для камбия, лубо-древесинных лучей, флоэмы.

Виды растений обладают разной способностью к регенерации, которая зависит также от возраста всего растения или его органа и условий, в которых этот процесс осуществляется.

Способность к регенерации свойственна не только всему растению или его органам, но и тканям и отдельным клеткам, даже если они изолированы от всего организма. Возможность практически каждой живой клетки растения при культивировании ее in vitro в определенных условиях образовывать каллус с зачатками вегетативных органов объясняется генетической однородностью клеток — их тотипотентностью, так как по существу все клетки живого организма представляют собой производные одной клетки — зиготы.

Часть III

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Глава 14

Общая характеристика репродуктивных органов и размножения высших растений

1. Типы размножения

Способность к размножению, под которым понимают всю совокупность процессов, приводящих к увеличению числа особей какого-либо вида, свойственна всем живым организмам. Раздел биологии, изучающий все аспекты размножения, называют *репродуктивной биологией* (от лат. re — приставка, означающая повторность действия, и productio — воспроизведение). Репродуктивная биология растений охватывает анализ способов размножения, определяемых генетическими и морфобиологическими особенностями, характер образующихся при этом зачатков новых особей, называемых *диаспорами*, их отчуждение от материнского организма, связь размножения с экологическими условиями, от которых в большой степени зависит распространение диаспор, их сохранность, жизнеспособность, особенности прорастания и образование популяций. Важное значение имеет и изучение продуктивности растений, то есть общего числа формируемых ими диаспор. Однако далеко не все они развиваются в новые растения, многие погибают, поэтому реальная продуктивность всегда оказывается меньше потенциальной. Таким образом, репродуктивная биология представляет собой многогранную и комплексную проблему, интересную не только в теоретическом, но и в практическом отношениях. По существу, это стратегия жизни растения.

Все способы, с помощью которых осуществляется размножение растений, можно свести к двум основным типам: *вегетативному* и *генеративному* (табл. 6). При вегетативном размножении вновь образуемые

Таблица 6

Характеристика типов размножения растений

Типы размножения	Генетическая основа размножения	Процессы, лежащие в основе размножения	Типы диаспор
Вегетативное	Сохранение исходной плоидности	Регенерация	Фрагменты вегетативных органов, метаморфозы, выводковые тела и почки
Генеративное а) бесполое размножение; б) половое воспроизведение и половое размножение; в) семенное размножение	Двукратное изменение плоидности в цикле развития растений	Мейоз Половой процесс	Мейоспоры Гаметы Семена Плоды

организмы генетически не отличаются от исходного, его потомство называют *клоном*. Основу вегетативного размножения составляет способность к регенерации. Генеративное размножение связано с повторяющимся чередованием в жизненном цикле растения двух ядерных фаз — гаплоидной и диплоидной. Это обусловлено двумя альтернативными процессами: оплодотворением и редукционным делением (мейозом). Вследствие оплодотворения, состоящего в слиянии гаплоидных ядер мужской и женской половых клеток — гамет, гаплоидная фаза сменяется диплоидной. Ее обратный переход в гаплоидную фазу связан с редукционным делением некоторых клеток диплоидного растения, что приводит к образованию мейоспор. У многих растений гаплоидная и диплоидная фазы представлены морфологически разными поколениями, называемыми соответственно *гаметофитом* и *спорофитом*. Поэтому и цикл развития высших растений называют *гетероморфным*.

Наличие в цикле развития двух генетически разных поколений определяет двухэтапность процесса размножения исходного растения. Один этап — это бесполое размножение, осуществляемое с помощью спор, другой — половое воспроизведение, которое называют также половым размножением. О половом воспроизведении говорят в тех случаях, когда на гаметофите образуется единственный зародыш спорофита, о половом размножении — если на гаметофите развивается несколько зародышей, а следовательно, и несколько спорофитов. Большинству высших растений свойственно половое воспроизведение.

2. Вегетативное размножение

Вегетативное размножение водорослей осуществляется тремя главными способами: *делением* одноклеточных организмов; *митоспорами*, которые могут быть неподвижными (*апланоспоры*) и подвижными (*зооспоры*); отделяющимися от растения *частями таллома* и специальными образующимися на нем структурами, например, особыми *«выводковыми» веточками*, возникающими в основании тела хары, бурой водоросли сфацеллярии. Они легко отделяются от растения, закрепляются в субстрате и прорастают в новую особь.

Ни первый, ни второй способы вегетативного размножения высшим растениям не свойственны, но все они активно размножаются частями вегетативных органов — корней и побегов, что основано на возможности образования ими придаточных, или адвентивных органов, а в некоторых случаях — и зачатков целых растений.

Морфолого-физиологическую основу вегетативного размножения высших растений составляет высокая регенерационная активность. С одной стороны, она связана с наличием у них меристем, а с другой — со способностью живых клеток постоянных тканей к дедифференциации, то есть возможности в определенных условиях возвращаться в состояние, близкое к эмбриональному, что приводит к появлению новых очагов меристем, из которых развиваются зачатки придаточных корней, почек или тех и других.

Классификация способов вегетативного размножения основана на морфологической природе органа, образующего диаспоры, «подвижности» зачатков новых растений, последовательности их укоренения и обособления от материнской особи, степени омоложения. По этим признакам различают 3 основных способа вегетативного размножения: партикуляцию, сарментацию, вегетативную диаспорию.

Партикуляция, встречающаяся у некоторых полукустарников и многолетних травянистых растений, в частности, у полыни, состоит в расщеплении растения на фрагменты — *партикулы* — вследствие отмирания и последующего сгнивания центральной части корневой системы и сильно одревесневшего основания побега (*каудекса*). Отделившиеся партикулы способны к самостоятельному существованию, если наряду со стеблем имеют и корни. Таким образом, из одного растения возникают несколько новых особей, имеющих тот же возраст, что и исходное растение. Партикуляция обычно, но не всегда, происходит у старых растений. Однако у некоторых высокогорных видов прострела, борца, живокости, ветреницы и других представителей семейства лютиковых она начинается у молодых растений, еще не вступивших в фазу цветения. Нередко партикулируют не только корни, каудексы, но и корневища. Наличие на партикулах спящих почек, их

способность к образованию придаточных корней обеспечивает закрепление партикул в субстрате и их самостоятельное питание.

Сарментация характеризуется тем, что новые особи отделяются от исходного растения после их укоренения, когда они уже переходят к самостоятельному существованию.

Один из вариантов сарментации — размножение *отводками*. С их помощью размножаются многие кустарники, на полегающих нижних ветвях которых образуются придаточные корни. Укоренившуюся ветвь, отделившуюся от материнского растения, и называют отводком. Сарментация свойственна многим травянистым растениям с лежачими или ползучими побегами, укореняющимися в узлах. Так, у некоторых лютиков ползучие цветоносные побеги нередко образуют боковые ортотропные побеги с розеткой листьев. Они очень легко укореняются и, перезимовав, отделяются от материнского растения, превращаясь в самостоятельные особи. У ряда растений сарментация осуществляется с помощью специализированных побегов — *плетей*, *усов*, *столонов*. Плети имеют хорошо развитые листья, в усах, нередко называемых надземными столонами, листья более или менее редуцированы. В узлах, соприкасающихся с почвой, плети и столоны образуют придаточные корни, а из пазушных почек развиваются молодые растения, впоследствии отделяющиеся от взрослого организма, так как соединяющие их междоузлия отмирают. Так размножаются земляника, костяника, живучка, зеленчук и другие растения.

Органом размножения часто служит метаморфизированный подземный побег — *корневище*. У длиннокорневищных растений из почек образуются надземные, вскоре укореняющиеся побеги, а находящиеся между ними участки старого корневища отмирают. Корневища некоторых растений характеризуются не только активным размножением, но и большой скоростью роста: у Иван-чая, например, они ежегодно отрастают на 85–100 см, что позволяет ему занимать обширные территории. Таким образом, корневища участвуют не только в вегетативном размножении, но и в расселении растений.

У некоторых водных растений, например, у плавающего на поверхности воды водокраса, к осени развиваются погружающиеся в воду столоны, заканчивающиеся крупной почкой — *турионом*, богатым крахмалом. Весной столон отмирает, в почке происходят активные биохимические процессы, приводящие к образованию жира. Так как удельная масса жира меньше удельной массы воды, турион всплывает, из него развивается новое растение. На этом примере видно, что образованием турионов достигается не только вегетативное размножение, но и возможность перезимовки.

К сарментации относят и размножение с помощью корневых *отпрысков*, свойственное многим древесным (тополь, осина) и травянистым растениям (бодяк, осот, вьюнок, льнянка). Корневой отпрыск представляет собой побег,

развившийся на корне из придаточной почки. Почки могут закладываться и в поверхностных, и в более глубоких тканях корня, часто они возникают в ответ на механическое повреждение. У корнеотпрысковых сорных растений почки образуются даже на небольших кусочках корней, находящихся на разной глубине. Поэтому борьба с такими сорняками, например, с осотом, очень трудна.

Все приведенные примеры сарментации показывают, что новые особи развиваются из очагов меристемы или из почек, представляющих собой зачаточные побеги, то есть осуществляется полное омоложение новых растений, проходящих все фазы развития, от самой молодой до естественного старения. Сарментацией достигается не только большая скорость вегетативного размножения, но и высокая выживаемость потомства, которое долго сохраняет связь с материнским организмом и отделяется от него только после перехода к самостоятельному питанию.

Вегетативная диаспория обеспечивает наибольшую численность потомства и эффективность его расселения.

В простейших случаях диаспоры представлены *фрагментами побегов*. У некоторых прибрежных древесных растений, например, у ивы, ветки очень ломкие. Опадая с растения, они переносятся течением воды на довольно далекие расстояния и, будучи выброшенными на берег, укореняются, давая начало новым особям. Так же размножается элодея — северо-американское водное растение, которое было занесено в Европу в 30–40 гг. XIX века, а к началу XX века оно уже широко распространилось не только в Европе, но и Азии.

Активное участие в вегетативном размножении принимают *клубни*, *луковицы*, *клубнелуковицы*. Размножение луковицами, из почек которых развиваются молодые луковички — «детки» — свойственно многим однодольным растениям, например, тюльпану, гусиному луку, гиацинту. Клубнелуковицами размножается шпажник, безвременник. Способность к вегетативному размножению с помощью клубней и корневых шишек, или корневых клубней, также определяется наличием на них почек. Видоизмененными фотосинтезирующими побегами — филлокладиями, нередко называемыми *листецами*, весьма энергично размножается пресноводная ряска, в короткое время покрывающая всю поверхность заселенного ею водоема.

Диаспорами служат не только фрагменты зрелых вегетативных органов, но и их зачатки. У некоторых покрытосеменных функцию вегетативного размножения выполняют придаточные почки. Они развиваются на листьях жерухи лекарственной, топяного и зубчатого сердечников и других растений, произрастающих во влажных условиях. Опадая, эти почки образуют укореняющиеся побеги. Зачатки метаморфизированных побегов в виде небольших луковичек и клубеньков формируются в пазухах листьев тигровой лилии, в соцветиях луковичного мятлика, зубянки луковичной (рис. 202 В, Г).

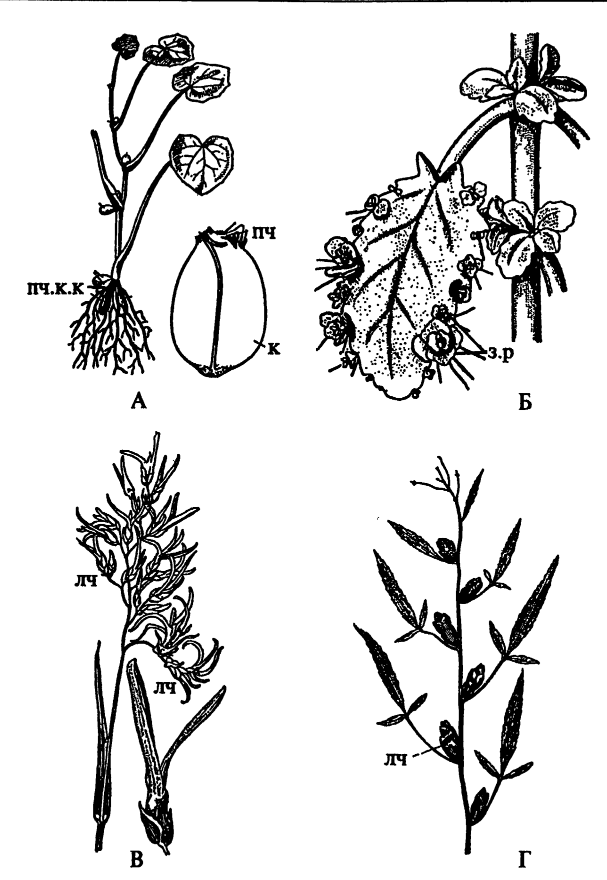


Рис. 202. Некоторые варианты диаспор высших растений: А — чистяк весенний; Б — бриофиллюм; В — мятлик луковичный; Г — зубянка луковичная.
Обозначения: з.р — зачаток растения, к — корень, лч — луковички, пч — почка, пч.к.к — почко-корневой клубень

Высокоспециализированные диаспоры представляют собой клубневидно утолщенные пазушные почки, развивающиеся на корневищах некоторых видов ветреницы (например, *Anemone flucciola*) и более сложные по строению и происхождению *почко-корневые клубни* (рис. 202 А), формирующиеся в пазухах листьев чистяка весеннего. Из закладывающегося здесь меристематического бугорка развивается не только почка, но и корень, гипертрофирующийся вследствие отложения в нем запасных веществ. Эти клубневидные образования легко отделяются от материнского растения и, попав в благоприятные условия, прорастают в новые особи.

24 Зак. 53

Своеобразные диаспоры встречаются не только у покрытосеменных, но также и у растений других систематических групп.

Так, у печеночника маршанции, имеющего талломное строение, в особых выростах таллома — выводковых корзинках — образуются линзовидные структуры, называемые *выводковыми телами* (рис. 203). В середине они многослойные, по краям — однослойные. В выемках этого тела, расположенных супротивно, находятся клетки меристемы. Короткой бесцветной ножкой выводковое тело прикреплено ко дну выводковой корзинки, покрытому слизевыми волосками. Поглощая и удерживая влагу, они защищают формирующиеся выводковые тела от высыхания. По окончании развития выводковых тел их ножки ослизняются, и в дождливую погоду тела покидают выводковую корзинку. Попав в благоприятные условия, выводковое тело образует таллом, при этом оно прорастает сразу с двух сторон в соответствии с расположением меристем.

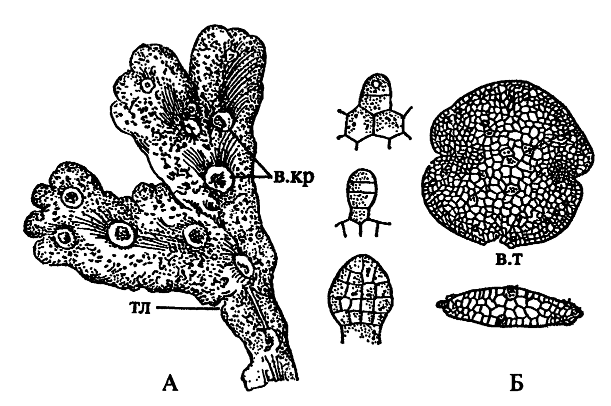


Рис. 203. Маршанция: А — таллом с выводковыми корзинками; Б — развитие и общий вид зрелого выводкового тела.
Обозначения: в.кр — выводковые корзинки, в.т — выводковое тело, тл — таллом

Образование специализированных выводковых структур распространено и у листостебельных мхов. Эти структуры весьма разнообразны морфологически и могут развиваться из любой части побега. Это либо более или менее длинные, либо, наоборот, короткие, легко обламывающиеся веточки с небольшим количеством запасных веществ, либо сильно редуцированные листья, которые у некоторых мхов состоят всего из нескольких клеток.

Как разновидность вегетативной диаспории, большой интерес представляет живорождение, или *вивипария* (от лат. viviparus — живородящий), при которой на вегетативных органах материнского растения из заложившихся

на них очагов меристемы развиваются миниатюрные растеньица, имеющие все вегетативные органы.

Такие почки формируются на листьях прикорневой розетки лугового сердечника, на листьях каланхоэ и бриофиллюма (рис. 202 Б), на листьях некоторых папоротников, например, костенца живородящего. Приведенные примеры характеризуют *ложное живорождение*. При истинном живорождении заключенный в семени зародыш прорастает непосредственно на материнской особи, как у ризофоры, представителя мангровых растений.

Таким образом, вегетативное размножение осуществляется разными способами, специфичными для каждого вида. Особенно активное вегетативное размножение происходит в условиях подавленного семенного возобновления, например, у ландыша. У некоторых растений вегетативное размножение начинается уже на ранних этапах их развития и усиливается с возрастом.

Способы вегетативного размножения, встречающиеся в природе, используются и в хозяйственной деятельности человека для размножения культурных растений. Пионы, флоксы и другие декоративные растения размножают делением кустов, что можно рассматривать как искусственную партикуляцию. Многие растения размножают отводками, но наибольшее распространение получило черенкование как частный случай размножения отводками.

Черенком называют отрезанную часть растения, которая может укорениться и образовать побеги. Чаще всего растения размножают побеговыми черенками, которые должны иметь почки. Корни у черенков всегда развиваются на их морфологически нижних концах, обычно в области узлов, где много запасающей паренхимы, заполняющей листовые и веточные прорывы. У некоторых растений на погруженном в субстрат конце черенка вследствие разрастания паренхимы близ места среза появляется наплыв — *каллус*. У одних растений он представляет собой раневую ткань, развитие которой можно рассматривать как обычную защитную регенерацию в ответ на отсечение черенка от тела растения, у других — как репродуктивную регенерацию. В каллусе закладываются очаги меристем, из которых развиваются зачатки придаточных корней, а иногда и почек. В некоторых случаях каллус не образуется. Побеговые черенки могут укореняться как в олиственном (барбарис, боярышник), так и в безлистном (ива, тополь, виноград) состояниях. Широко распространено размножение зелеными черенками, срезанными с молодых побегов, стебли которых еще не покрыты пробкой. Наряду с побеговыми, используют также корневые и листовые черенки. На них образуются не только придаточные корни, но и почки. Корневыми черенками размножают малину, ежевику, цикорий, ревень, листовыми — бегонию, узумбарскую фиалку (сенполию).

Особый способ вегетативного размножения представляет собой *прививка*. Ее применяют в тех случаях, когда ценные сорта плодовых и декоративных растений, например, яблони, розы, не размножаются другими способами. Прививкой называют пересадку, или *трансплантацию* части побега одного растения (привоя) на корнесобственное другое растение (подвой). При этом учитывают полярность. В качестве привоя обычно используют черенок или отдельную почку (*глазок*). Почку с корой, камбиальной зоной и тонким слоем древесины вставляют в Т-образный надрез коры подвоя и плотно завязывают прививку.

Основу процессов, приводящих к срастанию тканей компонентов прививки, составляет раневая регенерация. Между плотно прижатыми один к другому подвоем и привоем имеется изолирующий слой из разрушенных клеток. Вследствие разрастания и деления живых клеток привоя и подвоя, изолирующий слой сдавливается и постепенно рассасывается, щель между привоем и подвоем исчезает. Сомкнувшиеся раневые ткани привоя и подвоя составляют соединительный слой, из клеток которого вычленяются клетки камбия, объединяющего камбии обоих компонентов прививки. Сначала этот регенерировавший камбий образует нетипичные для древесины и луба элементы (они значительно короче и искривлены по сравнению с обычными), но со временем его деятельность нормализуется. С этого времени привой и подвой существуют как единый организм. В нем оставляют только побег привоя, образующий крону. Снабжение водой с растворенными в ней минеральными веществами — функция корневой системы подвоя.

Как уже было сказано, способностью к регенерации обладают не только органы и ткани растения, но и отдельные клетки и даже их протопласты. В середине XX века был разработан очень важный в теоретическом и практическом отношениях метод *культуры тканей*. Сначала его применяли для сохранения жизнеспособности частей органов, тканей и клеток вне организма (in vitro) в условиях строгой асептики, определенной температуры, обеспечения нормального питания, газообмена, удаления продуктов метаболизма. Впоследствии этот метод приобрел важное значение для так называемого *микроклонального размножения*. Культивируемые in vitro кусочки органов и тканей образуют каллус, в котором закладываются очаги мелких митотически активных клеток — зачатки апикальных меристем побегов и корней, а нередко и целых растений. Этот метод, хотя и трудоемкий, однако как способ вегетативного размножения он весьма эффективен и позволяет получать большое число молодых растений, пригодных для дальнейшего выращивания. Его применяют для размножения декоративных растений, земляники, получения картофеля, устойчивого к вирусным заболеваниям, и других растений.

3. Генеративное размножение

3.1. Бесполое размножение

Бесполое размножение осуществляется спорами. Они образуются у всех высших растений, но их участие в процессе размножения неодинаково у представителей разных систематических групп.

Споры, точнее, *апланомейоспоры*, формируются в *спорангиях*. Спорангии, в которых развиваются мейоспоры, имеют и водоросли, однако в большинстве случаев они у них одноклеточные, лишь у некоторых бурых водорослей встречаются многоклеточные спорангии, каждая клетка которых, делясь редукционно, образует споры.

У высших растений спорангии всегда многоклеточные, но, в отличие от таковых водорослей, их клетки дифференцированы. Внутренние *фертильные* (от лат. fertilis — плодородный) клетки составляют спорогенную ткань — *археспорий* (от греч. archē — начало), а наружные *стерильные* (от лат. sterilis — бесплодный) образуют стенку, защищающую археспорий от влияния внешней среды, главным образом, от иссушения. Из наружных клеток археспория развивается выстилающий слой — *тапетум* (от греч. tapes — ковер, покрывало), который вскоре расплывается, образуя *периплазмодий*. Содержащиеся в его клетках питательные вещества используются для развития спор.

По характеру формирования различают 2 типа спорангиев. У *лептоспорангиатных* (от греч. leptós — тонкий) растений, к которым принадлежат многие папоротники (см. рис. 216 Г), спорангий развивается из одной клетки и имеет однослойную стенку. У *эвспорангиатных* растений, представленных хвощами, плаунами, некоторыми папоротниками и семенными растениями, начало спорангию дает группа клеток, стенка его многослойная (см. рис. 212 Г). В эволюции высших растений имеется тенденция к срастанию спорангиев в *синангии* (от греч. syn — вместе и angéion — вместилище) с несколькими гнездами. Синангии встречались уже у древнейших наземных растений, например, у ярравии. Из современных растений они свойственны псилоту, некоторым папоротникам, семенным растениям.

Митотические деления клеток археспория приводят к образованию материнских клеток спор — *спороцитов*, которые, делясь редукционно, образуют тетрады спор. В некоторых случаях археспориальные клетки непосредственно превращаются в спороциты. Наиболее распространены тетраэдрическая, изобилатеральная, крестообразная (рис. 204) и линейная тетрады. Тип тетрады определяет ориентация перегородок, образующихся при делении спороцита, в котором сначала все споры тесно связаны между собой внутренними, или *проксимальными* (от лат. proximus — ближайший) полюсами. Полюс, обращенный наружу, называют *дистальным* (от лат. distalis — дальше отстоящий). Дистальная сторона споры всегда выпуклая, она составляет 1/4 часть сферы.

Проксимальные стороны спор имеют *тетрадные рубцы* — следы бывшей связи с другими спорами внутри спороцита.

В тетраэдрической тетраде (рис. 204 А) споры имеют форму трехгранной пирамиды (такую форму называют *тетраэдрической*) с выпуклым основанием. Эта спора радиальная, с тремя плоскостями симметрии, в тетраде каждая спора соприкасается с тремя остальными. На ее проксимальном полюсе возникает трехлучевой тетрадный рубец, образующий трехлучевую щель, через которую спора прорастает.

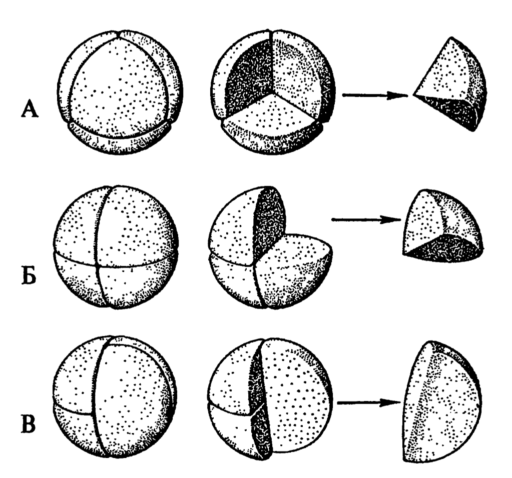


Рис. 204. Основные типы тетрад спор: А — тетраэдрическая тетрада; Б — изобилатеральная тетрада; В — крестообразная тетрада

Спороцит может делиться на 4 клетки с клиновидными проксимальными сторонами. Эти споры *билатеральные*, так как имеют только 2 плоскости симметрии. Тетрадный рубец в таких спорах однолучевой. Билатеральные споры бывают двух типов. В *изобилатеральной* споре каждая спора соприкасается только с двумя соседними спорами (рис. 204 Б); в *крестообразной* — пары спор расположены по отношению одна к другой под прямым углом (в этом случае каждая спора соприкасается со всеми остальными) (рис. 204 В). В *линейной* (см. рис. 245 А) тетраде споры расположены в один ряд, одна под другой.

Вскоре после образования, собранные в тетрады споры слегка отходят от оболочки спороцита и формируют *спородерму* — собственные оболочки, богатые очень стойким в химическом отношении высокополимерным кутинообразным веществом — *спорополленином*, обусловливающим хорошую сохранность ископаемых спор в геологических отложениях. Наружную оболочку называют *экзоспорием*, а у семенных растений — *экзиной*. Впоследствии она может дифференцироваться на отдельные слои, внешний из которых нередко так или иначе скульптурирован. Внутренняя целлюлозная оболочка — *эндоспорий* (*интина* у семенных растений) возникает позднее наружной, она

плотно прижата к протопласту споры. При прорастании споры эндоспорий (или интина) выходит наружу. Споры некоторых растений имеют еще и третью оболочку — *периспорий* (у семенных растений ее называют *периной*). Она возникает на поверхности экзоспория из тапетального периплазмодия, в который погружены созревающие споры. Обычно она резко отличается от экзоспория и неплотно с ним соединена.

Спора легкая, богатая цитоплазмой, имеет крупное ядро, пропластиды. Запасные вещества часто представлены жирами.

Стенка спорангия не только защищает его содержимое от высыхания, что в условиях жизни на суше имеет очень важное значение, но и участвует в рассеивании спор. У древнейших наземных растений и у некоторых современных освобождение спор происходит после сгнивания стенки спорангия. У многих растений спорангии вскрываются поперечными или продольными щелями, либо с помощью особых структур.

Так как споры распространяются ветром, важно, чтобы спорангии были приподняты над поверхностью почвы, так как чем выше, тем сильнее движение воздуха.

В процессе эволюции изменялось расположение спорангиев на растении. У древнейших растений, например, у ринии они находились на концах теломов. У листостебельных растений, за исключением мхов, спорангии располагаются на листьях. У одних растений наряду с функцией спороношения эти листья участвуют и в питании, или трофике (от греч. trophé — питание) растения. Такие листья характерны для большинства папоротников. У многих растений листья дифференцированы на 2 типа: *трофофиллы* и *спорофиллы*. Морфологически они могут быть более или менее одинаковыми, как у баранца из отдела плауновидных, или разными, как у плауна, хвоща и других растений. У плауновидных и хвощевидных спорофиллы скучены на верхушках побегов и расположены плотной спиралью, как у плаунов, или мутовками, как у хвощей. Такие собрания спорофиллов называют спороносными колосками, или *стробилами* (см. рис. 212 А, В). На каждом спорофилле может быть от одного (у плаунов) до 6–12 (у хвощей) спорангиев. В молодом стробиле спорофиллы плотно прижаты один к другому, этим достигается защита развивающихся спорангиев от высыхания. После созревания спор ось стробила вытягивается путем интеркалярного роста, расстояние между спорофиллами увеличивается, сами они высыхают, спорангии к этому времени вскрываются, и споры высыпаются. У большинства папоротников спорангии располагаются группами — *сорусами* (от греч. soros — куча) на нижней стороне листа или его сегментов (см. рис. 216 В).

Из спор развиваются гаметофиты, или заростки. Сначала образуется нитчатый вырост — *филамент*, — состоящий из нескольких клеток, затем возникает пластинка — слоевище, как у хвощей (см. рис. 215 Б, В), папорот-

ников (см. рис. 218 Е, Ж), либо более или менее кубаревидное многослойное тело, как у плаунов (см. рис. 212 Е–К). По характеру питания заростки могут быть фототрофными (в этих случаях они зеленые и надземные) или подземными бесцветными микотрофными (вступающими в симбиоз с грибом). Прикрепление заростков к почве и поглощение из нее воды с растворенными в ней минеральными веществами осуществляется с помощью ризоидов.

Каждая спора образует по одному заростку. Так как спор много, то и заростки многочисленные, однако их все же меньше, чем спор. Не все споры попадают в благоприятные для прорастания условия, да и заростки не все выживают.

3.2. Половое воспроизведение

Основу полового воспроизведения составляет, как уже было отмечено, *половой процесс* — слияние мужской и женской гамет, в результате которого восстанавливается диплоидность, образуется зигота, дающая начало зародышу спорофита. Органы, продуцирующие гаметы — *архегонии* и *антеридии*, — развиваются на заростках. Гаметангии высших растений, как и их спорангии, всегда многоклеточные (рис. 205). Их прообразом были, вероятно, многокамерные гаметангии некоторых бурых водорослей, например, эктокарпуса. В процессе эволюции из стерилизовавшихся наружных клеток возникли стенки гаметангиев. Внутренние фертильные клетки антеридия составили *сперматогенную* ткань, образующую мужские гаметы: двух- или многожгутиковые *сперматозоиды*. Антеридии могут быть более или менее шаровидными, овальными или продолговатыми. К гаметофиту они прикрепляются ножками (рис. 205 А), иногда они сидячие, погруженные в ткань гаметофита. Формирование архегония в эволюции высших растений сопровождалось не только стерилизацией многих клеток, но и редукцией фертильных клеток до одной яйцеклетки. Типичный зрелый архегоний колбовидный. Он состоит из массивной *ножки*, расширенной части — *брюшка* — и узкой *шейки*, заполненной *шейковыми канальцевыми клетками*. Большую часть брюшка занимает *яйцеклетка*, над нею, под шейковыми канальцевыми клетками, находится *брюшная канальцевая клетка*, которая образуется из той же клетки, что и яйцеклетка, то есть эти клетки по происхождению сестринские (рис. 205 Б). Такие архегонии встречаются у моховидных. У других растений они не имеют ножек, так как погружены в ткань заростка, у папоротниковидных наружу выступают только изогнутые шейки. Архегонии голосеменных связи с внешней средой не имеют.

Незадолго до оплодотворения шейковые и брюшная канальцевые клетки ослизняются, на их месте образуется канал, заполненный слизью. Ослизняются и клетки стенки, закрывающие вход в шейку. В дождливую погоду сперматозоиды подплывают к архегонию, из шейки которого к этому времени

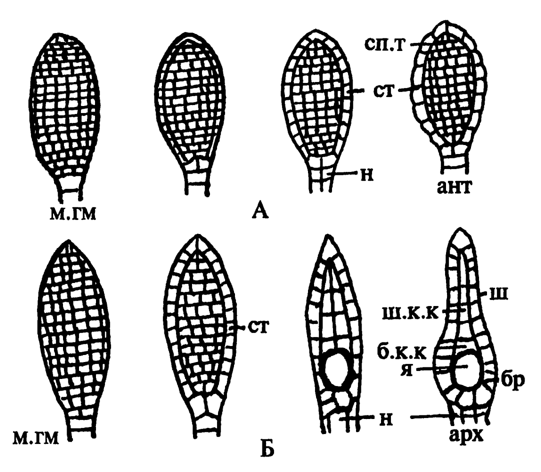


Рис. 205. Схема, иллюстрирущая возможное происхождение антеридиев и архегониев высших растений из многокамерных гаметангиев водорослей: А — преобразование гаметангия в антеридий; Б — преобразование гаметангия в архегоний.

Обозначения: ант — антеридий, арх — архегоний, б.к.к — брюшная канальцевая клетка, бр — брюшко, м.гм — многокамерный гаметангий, н — ножка, сп.т — сперматогенная ткань, ст — стерильная стенка, ш — шейка, ш.к.к — шейковые канальцевые клетки, я — яйцеклетка

выступает немного слизи вместе с другими веществами, привлекающими сперматозоиды. Высыхая, слизь втягивает мужские гаметы в канал шейки, по которому они активно передвигаются в брюшко, где и происходит *оплодотворение* яйцеклетки. Таким образом, у высших растений оплодотворение всегда *внутреннее*.

Обычно архегонии и антеридии закладываются на заростке двумя топографически изолированными группами в разное время, что исключает возможность оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом, образовавшимся в антеридии того же заростка.

Оплодотворенная яйцеклетка — *зигота* — представляет собой первую клетку будущего спорофита. Сначала она развивается внутри архегония и защищена его стенкой. По мере увеличения размеров спорофита стенка разрывается. До перехода к самостоятельной жизни зародыш использует для своего развития питательные вещества гаметофита.

3.3. Гетероспория и связанные с нею особенности размножения

Наряду с *изоспорией*, или равноспоровостью, характеризующейся морфологической однородностью продуцируемых спорофитом спор, многим высшим растениям свойственна и *гетероспория* — дифференциация спор на 2 типа: крупные *макро-* или *мегаспоры* (от греч. makros, megas — большой)

23 Зак. 53

и мелкие *микроспоры* (от греч. mikros — маленький). Мегаспоры образует женский заросток с архегониями, микроспоры — очень редуцированный мужской заросток с антеридиями.

Гетероспория свойственна некоторым плауновидным, папоротниковидным и семенным растениям.

Разноспоровые растения продуцируют очень много микроспор. Развивающиеся из них мужские заростки значительно мельче женских. Развитие заростков начинается либо еще в микроспорангии, либо после выхода из него микроспор. Мужские заростки образуют антеридии, в которых созревают сперматозоиды. Развитие женского заростка всегда начинается внутри мегаспорангия, находящегося на спорофите, и продолжается после его опадения с растения и сгнивания стенки. Женский заросток не покидает оболочку мегаспоры. Мегаспора дает начало многоклеточной ткани женского заростка, которая давит на оболочку мегаспоры, она разрывается, и ткань заростка, образующая архегонии, выступает наружу. Половой процесс происходит так же, как у описанных выше равноспоровых растений.

Гетероспория имеет важное биологическое значение. Обилие и легкость микроспор и развивающихся из них весьма редуцированных мужских заростков создает наибольшую вероятность распределения их вблизи более крупных женских заростков, которые не только обеспечивают возможность осуществления полового процесса, но служат также для питания развивающегося из зиготы молодого спорофита, так как мегаспора, в отличие от микроспоры, содержит большой запас питательных веществ. Таким образом, женский заросток разноспоровых архегониальных растений, начинающий свое развитие еще в мегаспорангии, связан со спорофитами предшествующего и последующего поколений.

В палеозое, когда господствовали споровые растения, климат был теплым и влажным, без резких колебаний погодных условий. Да и в настоящее время они встречаются преимущественно во влажных тенистых местах. Спорофиты у них быстро развиваются из находящихся на гаметофитах зародышей и к концу вегетационного периода становятся вполне самостоятельными организмами, способными перенести неблагоприятное время года. Поэтому гаметофиты за некоторыми исключениями недолговечные.

У голосеменных, достигших расцвета в мезозое, климатические условия которого характеризовались чередованием сухих и влажных периодов, а также у появившихся позднее покрытосеменных, связь гаметофитов со спорофитами еще более усилилась, приведя к образованию особого типа диаспор — семян. *Семя*, развивающееся из *семязачатка*, или *семяпочки*, состоит из зародыша спорофита, запасающей ткани и покровов, производных спорофита предыдущего поколения, защищающих зародыш от внешних воздействий.

Семя хорошо приспособлено к распространению, обеспечивающему широкое расселение растений. Несомненно, что размножение семенами более совершенно, чем размножение одноклеточными спорами. В связи с этим образование семян рассматривают как важнейший *арогенез* в истории растительного мира, под которым понимают любые прогрессивные изменения, приводящие к усложнению структуры и интенсификации функций.

Глава 15

Морфологическое разнообразие репродуктивных структур архегониальных растений

Рассмотренные в предыдущей главе общие принципы генеративного размножения не исключают наличия некоторых особенностей этого процесса и осуществляющих его органов у представителей разных отделов высших растений.

1. Растения с преобладанием гаметофита в цикле развития. Отдел Моховидные (*Bryophyta*)

Спорофит моховидных, называемый *спорогонием*, живет на гаметофите вплоть до осуществления им функции бесполого размножения, заключающегося в образовании спор и их последующего рассеивания, после чего он отмирает. Формированию гаметофита, или *гаметофора*, представляющему собой зеленое растение, предшествует развитие нитчатой или пластинчатой *протонемы* (от греч. prôtos — первый и nema — нить), возникающей непосредственно из споры при ее прорастании (рис. 206). Протонему называют также первичной протонемой, или предростком. На протонеме в виде бугорков закладываются почки, дающие начало листостебельным растениям (рис. 206 Б), либо группы клеток, деление которых приводит к появлению слоевища, или таллома (рис. 206 А). Слоевищные и листостебельные моховидные различаются и другими особенностями репродуктивных структур, в том числе расположением генеративных органов. Растения могут быть либо двудомными, несущими только архегонии или только антеридии, либо однодомными, имеющими и архегонии, и антеридии.

Представитель обширного класса печеночников — *маршанция* — растение двудомное. Гаметангии развиваются на выростах таллома, называемых подставками (рис. 207). Мужская подставка — *антеридиофор* имеет вид плоского 8-лопастного диска, сидящего на ножке (рис. 207 Б, а). Внутри диска, на его верхней стороне, образуются антеридиальные полости, открывающиеся наружу узким каналом (рис. 207 Б). Антеридий развивается из одной клетки. Делясь, она образует 2 клетки: из нижней впоследствии образуется ножка,

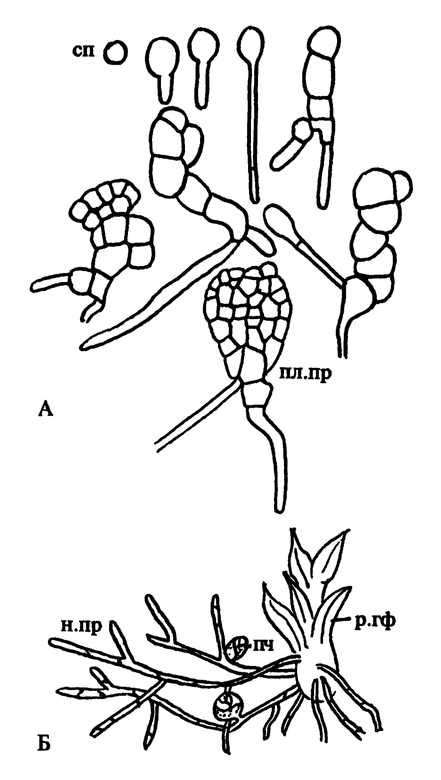


Рис. 206. Протонемы мхов: А — развитие пластинчатой протонемы маршанции; Б — нитчатая протонема листостебельного мха с развивающимся на ней гаметофитом. *Обозначения*: н.пр — нитчатая протонема, пл.пр — пластинчатая протонема, пч — почка, р.гф — развивающийся гаметофит, сп — спора

из верхней — после многочисленных делений — собственно антеридий с однослойной стенкой и сперматогенной тканью внутри (рис. 207 Б, в–е).

Женская подставка — *архегониефор* — 9-лучевая (рис. 207 А, а), имеющая ножку, внутри которой, как и в ножке мужской подставки, проходят 2 тяжа ризоидов. Ножка у молодой подставки короткая. Архегонии закладываются группами на верхней стороне подставки, между ее лучами, от периферии к центру. Затем вследствие разрастания верхней стороны подставки они смещаются на ее нижнюю сторону. Лучи молодой подставки сначала плотно прижаты к ножке, затем они принимают горизонтальное положение, а после оплодотворения постепенно загибаются кверху. Эти процессы сопровождаются удлинением ножки подставки.

Как и антеридий, архегоний развивается из 1 клетки (рис. 207 А, ж–м). Зрелый архегоний имеет короткую многоклеточную ножку, вздутое брюшко с яйцеклеткой и брюшной канальцевой клеткой и несколько шейковых канальцевых клеток (рис. 207 А, н). Группы архегониев окружены прозрачным бахромчатым покрывалом — *перихецием* (рис. 207 А, б), а ко времени оплодотворения вокруг каждого архегония развивается частное покрывало —

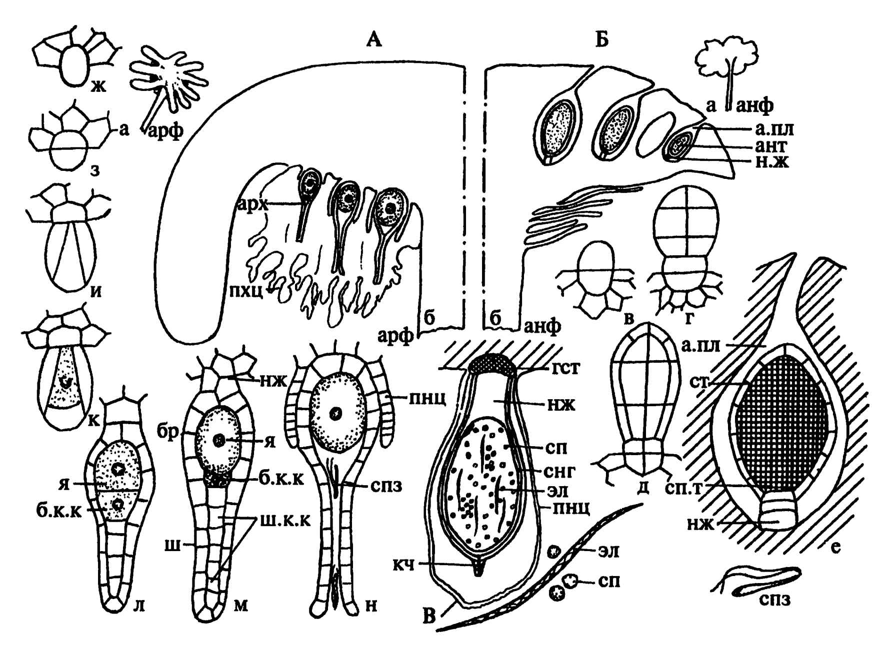


Рис. 207. Органы размножения маршанции: А — женская подставка (архегониефор) — общий вид (а) и в продольном разрезе (б); Б — мужская подставка (антеридиофор) — общий вид (а) и в продольном разрезе (б); В — спорогоний: в-е — последовательные стадии развития антеридия; ж-н — последовательные стадии развития архегония.

Обозначения: ант — антеридий, анф — антеридиофор, а.пл — антеридиальная полость, арф — архегониефор, арх — архегоний, б.к.к — брюшная канальцевая клетка, бр — брюшко, гст — гаусторий, кч — колпачок, нж — ножка, пнц — перианций, пхц — перихеций, снг — спорангий, сп — споры, сп.т — сперматогенная ткань, спз — сперматозоид, ст — стенка антеридия, ш — шейка, ш.к.к — шейковые канальцевые клетки, эл — элатеры, я – яйцеклетка

перианций (рис. 207 А, н). Перихеций и перианций защищают от высыхания архегонии, а затем — и формирующиеся после полового процесса спорогонии.

Подготовка к половому процессу осуществляется во время дождя или обильной росы. Шейковые и брюшная канальцевые клетки ослизняются, в шейке образуется заполненный слизью канал, открывающий доступ сперматозоидам в брюшко, где находится яйцеклетка. Вода необходима и для вскрытия антеридия. Попадая на его поверхность, она проникает в клетки стенки. Развивающееся в обводненных клетках высокое осмотическое давление приводит к их сильному растяжению и разрыву стенки антеридия. Созревшие к этому времени нитевидные двужгутиковые сперматозоиды

(рис. 207 Б) с силой выбрасываются наружу — в воду, окружающую антеридий. Дождевым потоком или с брызгами воды они переносятся к архегониям и по каналу шейки проникают в брюшко, где один из сперматозоидов подходит к яйцеклетке (рис. 207 А, н). Их ядра сливаются в одно диплоидное ядро. Оплодотворенная зигота без периода покоя начинает делиться, образуя внутри архегония зачаток бесполого поколения — *спорогоний*.

Архегонии и антеридии развиваются всегда в большом числе, и хотя далеко не каждый архегоний дает начало спорогонию, все же на растении их образуется несколько, поэтому у маршанции, как и у других печеночников, наряду с половым воспроизведением может быть и половое размножение.

Спорогоний (рис. 207 В) состоит из коробочки, или *спорангия*, *ножки* и *гаустория*, или присоски, глубоко внедряющейся в ткань гаметофита, из которого спорогоний получает необходимые для развития питательные вещества. Снаружи молодой спорогоний одет *колпачком* — остатком стенки архегония, и периантцием. Коробочка молодого спорогония заполнена спорогенной тканью. Одни клетки этой ткани превращаются в материнские клетки спор и после редукционного деления образуют *тетрады спор*, впоследствии обособляющихся, другие же клетки остаются диплоидными, они не делятся, но сильно вытягиваются, приобретая прозенхимную форму, с внутренней стороны их оболочек формируются спиральные утолщения. Эти клетки, протопласты которых со временем отмирают, называют пружинками, или *элатерами*. Они способны к гигроскопическим движениям. Скручиваясь или раскручиваясь, элатеры разрыхляют массу спор, способствуя их рассеиванию. По созревании спор клетки, составляющие ножку спорогония, вытягиваются, ножка удлиняется, спорогоний разрывает колпачок и периантций и вскрывается на верхушке. Споры и пружинки выходят наружу и разносятся ветром. В благоприятных условиях спора прорастает в небольшую пластинчатую протонему, на которой развивается гаметофит (рис. 206 А).

Подставки характерны не для всех печеночников. Если их нет, то гаметангии находятся непосредственно на талломе. Элатеры могут быть диффузно расположенными в спорангии или собранными в пучок (элатофор), у риччии их нет.

Листостебельные мхи отличаются от печеночников не только внешним видом, но также некоторыми деталями строения гаметангиев, более сложным строением спорогония и отсутствием элатер. Чаще всего это двудомные растения.

У кукушкина льна (*Polytrichum commune*) собрания архегониев и антеридиев развиваются на верхушках стеблей (рис. 208 Б, В). Одноименные гаметангии закладываются неодновременно, поэтому в любом их собрании они могут быть на разных стадиях развития. Антеридии закладываются чуть ниже конуса нарастания побега и после выхода из них сперматозоидов конус

нарастания образует новый прирост побега (рис. 208 А). На формирование собраний архегониев полностью используется апикальная меристема побега, и дальнейший рост его невозможен. Между гаметангиями обычно находятся *нитчатые парафизы* — однорядные тяжи вытянутых в длину клеток. В собраниях антеридиев наряду с нитчатыми встречаются и *пластинчатые парафизы*. Собрания архегониев и антеридиев окружены листьями, по форме и окраске отличающимися от обычных фотосинтезирующих листьев растения.

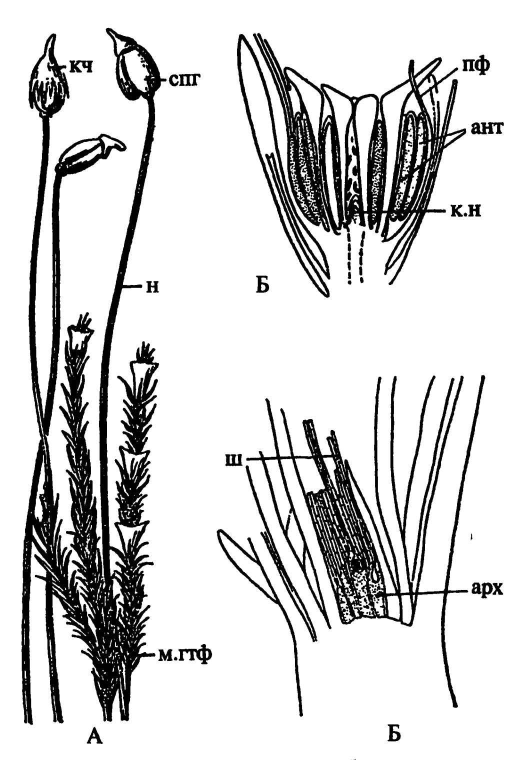


Рис. 208. Детали строения кукушкина льна: А — общий вид спорогония и мужского гаметофита (м.гфт); Б — собрание антеридиев; В — собрание архегониев.
Обозначения: ант — антеридии, арх — архегонии, к.н — конус нарастания побега, кч — колпачок, н — ножка спорогония, пф — парафизы, спг — спорогоний, ш — шейки архегониев

Архегоний имеет массивную многоклеточную ножку. Брюшко слабо выражено, шейка, как правило, очень длинная (рис. 208 В). Перед оплодотворением клетки, расположенные на верхушке шейки, обособляются и разворачиваются, так что вход в канал шейки начинается воронковидным рас-

ширением. Антеридий чаще всего мешковидно-продолговатый (рис. 208 Б) с однослойной стенкой из таблитчатых клеток, причем одна или несколько самых верхних клеток стенки формой и размерами отличаются от остальных. После созревания гамет эти клетки разрушаются, и на верхушке антеридия образуется отверстие, через которое выходят сперматозоиды. Для осуществления полового процесса необходима вода.

Спорогоний (рис. 208 А; рис. 209 В) имеет гаусторий, глубоко внедряющийся в стебель гаметофита, *ножку*, *коробочку* и *колпачок* — остаток стенки брюшка архегония. Коробочка дифференцирована на *урночку* и *крышечку*. Ее внутреннее строение более сложно, чем у печеночников. Стенка коробочки состоит из двух или нескольких слоев: наружного, кутинизированного *экзотеция* (от греч. éxo — вне и théke — вместилище) — производного эпидермы, и внутреннего *эндотеция* (от греч. éndon — внутри), тонкостенные клетки которого составляют водоносную ткань.

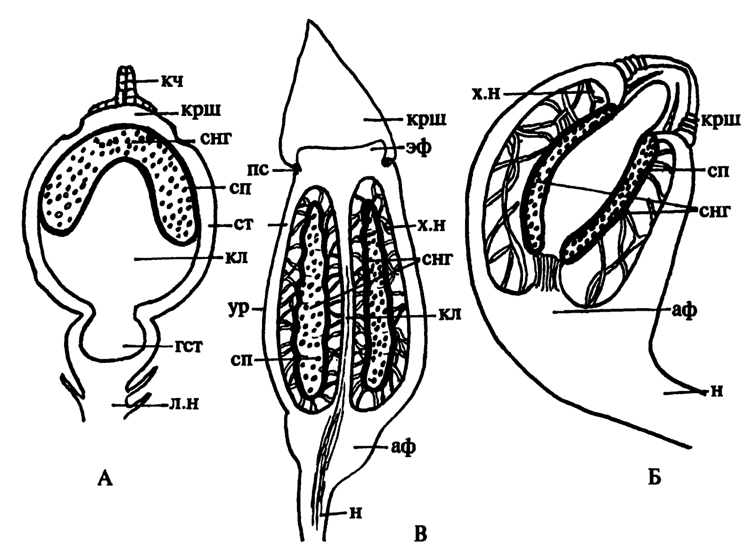


Рис. 209. Спорогонии некоторых листостебельных мхов: А — сфагнум; Б — кукушкин лен; В — фунария.
Обозначения: аф — апофиза, гст — гаусторий, кл — колонка, крш — крышечка, кч — колпачок, л.н — ложная ножка, н — ножка спорогония, пс — перистом, сп — споры, снг — спорангий, ст — стенка коробочки, ур — урночка, х.н — хлорофиллоносные нити, эф — эпифрагма

У кукушкина льна колпачок волосистый (рис. 208 А). Ножка спорогония длинная, у основания урночки она переходит в расширенную *апофизу*. От нее начинается *колонка*, проходящая внутри коробочки, верхнее отверстие которой закрыто тонкой пленкой — *эпифрагмой*. Над ней находится крышечка.

В полости коробочки (рис. 209 Б), между ее многослойной стенкой и колонкой расположен спорангий, окружающий колонку в виде кольцевого мешка. Он прикреплен к стенкам коробочки и колонке нитями из хлорофиллоносных клеток. Ко времени созревания спор колонка, стенка спорангия и нити высыхают и разрушаются, и вся образовавшаяся полость заполняется спорами. С созревшей коробочки опадает колпачок, отрывается крышечка, но эпифрагма остается. Над ней, по краям коробочки, становится заметным *перистом* — один ряд зубцов, способных к гигроскопическим движениям. Во влажном воздухе они загнуты внутрь, прижимая эпифрагму к коробочке. При уменьшении влажности зубцы отгибаются наружу, приподнимая эпифрагму, и через отверстия между зубцами высыпаются споры. Благодаря этим движениям зубцов перистома, достигается не только рассеивание спор, но и предотвращается попадание воды внутрь коробочки, что может вызвать преждевременное прорастание или загнивание спор.

Споры прорастают в нитчатую протонему, на которой в виде бугорков закладываются почки. Из них развивается листостебельный гаметофит (рис. 206 Б). Схема цикла развития кукушкина льна показана на рис. 210.

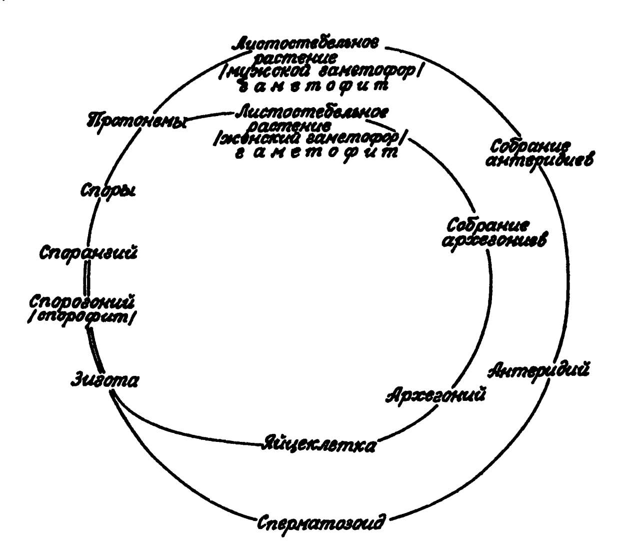


Рис. 210. Схема цикла развития кукушкина льна

У распространенного на торфяных болотах *сфагнума*, одни виды которого представлены однодомными, другие — двудомными растениями, антеридии шарообразные или овальные, с длинными ножками. Они развиваются на коротких веточках, перемежающихся с листьями. Сперматозоиды сфагновых мхов штопорообразно закрученные, с двумя жгутиками.

Собрания архегониев располагаются на верхушках побегов и прикрыты листьями. Внешне они похожи на вегетативные почки. Спорогоний (рис. 209 А) состоит из шаровидной коробочки с нерезко выраженной крышечкой и прозрачным колпачком, разрывающимся по мере развития коробочки так, что его нижняя часть остается в основании коробочки в виде оборки, а верхняя быстро опадает. Большую часть коробочки составляет колонка, над которой находится сводообразно изогнутый спорангий. Ко времени созревания спор колонка высыхает, на ее месте образуется полость, в которую попадают из спорангия споры. Коробочка вскрывается, с большой силой отбрасывая крышечку.

Зрелая коробочка поднимается над гаметофитом с помощью ложной ножки — слабо олиственной части стебля, в которую погружен гаусторий. Настоящая ножка коробочки сведена к перетяжке между гаусторием и коробочкой.

Краткий обзор размножения мхов показывает, что у всех представителей отдела моховидных женский гаметофит выполняет не только генеративные функции, связанные с образованием архегониев и осуществлением полового процесса, но и обеспечивает развитие спорогония. Спорофиты маршанции и других печеночников, а также сфагнума не способны к самостоятельному питанию. У кукушкина льна и других зеленых мхов, например, у широко распространенной фунарии, гаметофит представляет собой единственный источник питания спорофита только на ранних стадиях его развития. По мере внутренней дифференциации спорофит частично переходит к автотрофному питанию. Об этом свидетельствует наличие у него устьиц и хлорофиллоносных клеток (рис. 209 В). У кукушкина льна устьица находятся в стенке между апофизой и коробочкой, а у фунарии (рис. 209 Б) — и в самой апофизе. Наряду с нитями из хлорофиллоносных клеток, находящихся, как и у кукушкина льна, внутри коробочки, клетки внутренней части стенки коробочки фунарии тоже имеют хлоропласты. Таким образом, развитие спорогония сопровождается образованием ассимилирующего аппарата, обеспечивающего его питание, но все же значительное количество питательного материала спорогонии этих мхов получают от гаметофитов.

2. Растения с преобладанием спорофита в цикле развития

Эти растения составляют 3 отдела: Плауновидные, Хвощевидные и Папоротниковидные. Они характеризуются сходными циклами развития (рис. 211). Спорофит и гаметофит представляют собой самостоятельно живущие организмы, лишь на ранних стадиях развития спорофит связан с гаметофитом и питается за его счет. Спорангии находятся на листьях — *спорофиллах*, внешне сходных с трофофиллами или отличающихся от них.

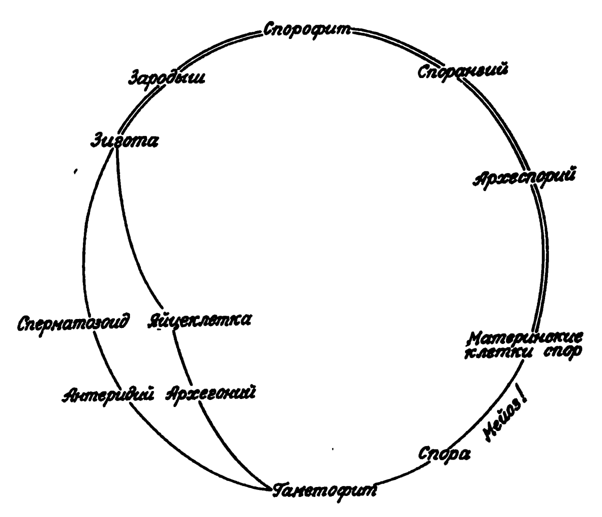


Рис. 211. Общая схема цикла развития равноспоровых высших растений

Большинству растений свойственна *изоспория*, но встречается и *гетероспория* и, как следствие ее, — образование однополых гаметофитов, или заростков, более редуцированных, чем у равноспоровых растений.

2.1. Отдел Плауновидные (*Lycopodiophyta*)

Современные плауновидные — обычно многолетние травянистые микрофильные растения с прямостоячими, полегающими, ползучими, у эпифитов свисающими, дихотомически разветвленными побегами. Наиболее широко распространен род плаун — равноспоровое растение.

У баранца спорофиллы, мало отличающиеся от вегетативных листьев, развиваются в верхней части олиственного побега. У плауна булавовидного и других видов спорофиллы собраны в колоски, или стробилы, находящиеся на концах вертикально растущих, очень слабо олиственных веточек (рис. 212 А). У разных видов размеры колосков варьируют от 0,5 до 40 см длиной и от 1 до 6 мм шириной. На оси спороносного колоска спорофиллы расположены плотной спиралью. На верхней стороне спорофилла находится почковидный, шаровидный или эллипсовидный спорангий, сидящий на короткой ножке (рис. 212 А, В). Плауновидные — эвспорангиатные растения. Спорангий развивается из группы субэпидермальных клеток (рис. 212 Г), имеет 2–3-слойную стенку и многоклеточную спорогенную ткань — археспорий, клетки которого, делясь митотически, образуют материнские клетки спор — спороциты. Из них вследствие редукционных делений возникают тетраэдрические тетрады спор. Зрелые споры

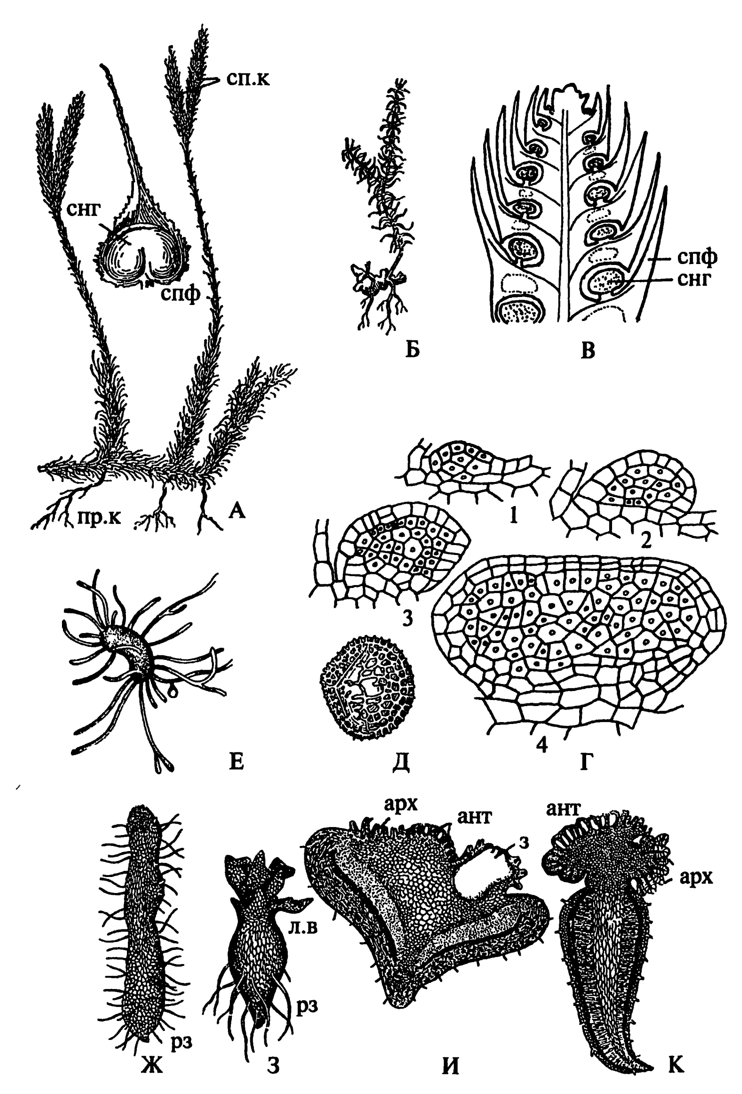


Рис. 212. Морфологические особенности плауновидных: А, Б — Общий вид взрослой (А) и молодой (Б) особей плауна булавовидного; В — спороносный колосок плауна поникшего в продольном разрезе; Г (1–4) — развитие спорангия с 2–3-слойной стенкой; Д — спора; Е–К — заростки плаунов: п. флегмария, п. баранец, п. заливаемый, п. булавовидный, п. сплюснутый.

Обозначения: ант — антеридии, арх — архегонии, з — зародыш спорофита, л.в — листовидные выросты, пр.к — придаточные корни, рз — ризоиды, снг — спорангий, сп.к — спороносные колоски, спф — спорофилл

(рис. 212 Д) имеют скульптурированную внешнюю оболочку — экзоспорий и тонкую гладкую внутреннюю — эндоспорий. В сухую погоду созревшие споры высыпаются из спорангия через образующуюся в его стенке щель, закрывающуюся при увеличении влажности, что предохраняет споры от намокания.

Споры разносятся ветром и, попав в благоприятные условия, прорастают в заростки, морфологически различающиеся у разных видов (рис. 212 Е–К). У видов с подземным прорастанием, как у плауна булавовидного (рис. 212 И), споры прорастают лишь через несколько лет после образования, при этом они постепенно погружаются в почву на глубину 1–8 см. Заросток развивается в течение 6–15 лет, приобретая своеобразную форму, его размеры не превышают 2–5 мм. На ранних стадиях развития подземного заростка в него внедряются гифы некоторых почвенных грибов, поэтому заростки *микотрофные*. У видов плауна с надземным прорастанием, в частности у плауна заливаемого (рис. 212 З), заростки развиваются обычно в течение одного вегетационного периода. К осени они отмирают, но иногда перезимовывают. В подземной части заростка поселяется гриб, а в верхней его части, выступающей над почвой, развиваются листовидные зеленые выросты. Такие заростки одновременно микотрофные и фототрофные.

Заростки у плаунов обоеполые, ножки у архегония нет, его брюшко погружено в ткань заростка, а шейка выступает наружу.

Антеридии, более или менее овальные в очертаниях, также погружены в ткань заростка. Они продуцируют многочисленные очень мелкие двух-, реже — трехжгутиковые сперматозоиды. Мужские гаметангии обычно закладываются и развиваются раньше женских. Половой процесс осуществляется в дождливую погоду. Зигота начинает делиться сразу после образования. У плаунов с подземным прорастанием спор из двух клеток, образовавшихся при первом делении зиготы, одна, обращенная к шейке архегония, дает начало подвеску, а другая — гаусторию и зародышу, развивающемуся в основании архегония. Молодой зародыш состоит из зачатков стебля и листа. Позднее, при прорастании, в основании листа закладывается придаточный корень.

У плаунов с надземным прорастанием спор сначала образуется не типичный зародыш, а клубневидное тело — *протокорм* с ризоидами на нижней стороне и зелеными немногочисленными первичными листочками — на верхней. Затем на протокорме закладывается почка, из которой развивается побег спорофита.

Так как на гаметофите нередко возникают не один, а несколько зародышей спорофита, плаунам свойственно не только половое воспроизведение, но и половое размножение.

Другой представитель плауновидных — плаунок, или *селагинелла*, — разноспоровое растение с более сложным циклом развития (рис. 213). Микро-

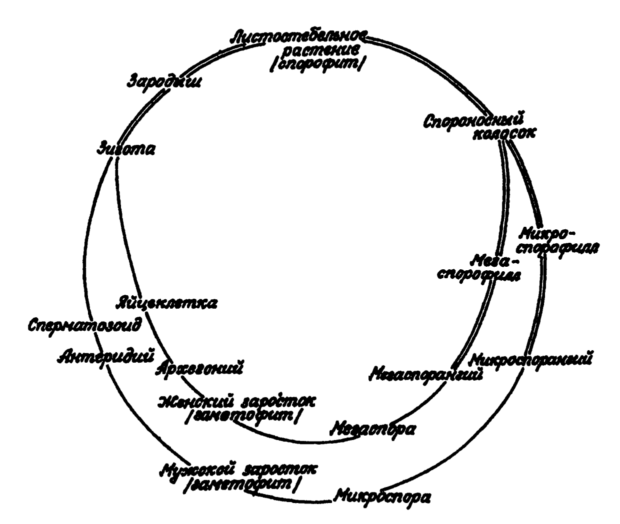


Рис. 213. Схема цикла развития селагинеллы

и макро-, или мегаспорофиллы, как у плауна, собраны в колоски, или стробилы, находящиеся на концах веточек (рис. 214 А). Чаще всего мегаспорофиллы, несущие мегаспорангии, располагаются в нижней части колоска, а микроспорофиллы с микроспорангиями — в верхней. Но они могут располагаться и продольными рядами, и даже без какого-либо порядка. В отличие от спорофиллов плауна, спорофиллы селагинеллы имеют небольшой вырост — *язычок*, расположенный недалеко от верхушки. Спорангии располагаются между язычком и осью колоска, практически в пазухах спорофиллов. В микроспорангиях формируются многочисленные мелкие микроспоры со слабо скульптурированными экзоспориями, они собраны в тетраэдрические тетрады. В мегаспорангии образуется не более 4 крупных (от 100 мкм до 1,5 мм) мегаспор, но у некоторых видов созревает лишь одна, а остальные абортируются. Мегаспоры имеют очень мощные скульптурированные экзоспории. По созревании спор стенки спорангиев разрываются, с силой выбрасывая споры наружу. У некоторых видов из спорангиев выпадают не споры, а начинающие развитие заростки, не покидающие оболочки спор.

Мужской заросток, развивающийся внутри микроспоры, содержит единственную заростковую, или *проталлиальную* (от лат. prothallium — заросток) клетку, называемую также ризоидальной, и единственный антеридий с немногоклеточной стенкой (рис. 214 Б). Внутри него находятся сперматогенные клетки. В зрелом заростке клетки стенки антеридия и проталлиальная клетки разрушаются, и содержимое антеридия выходит через разрыв оболочки

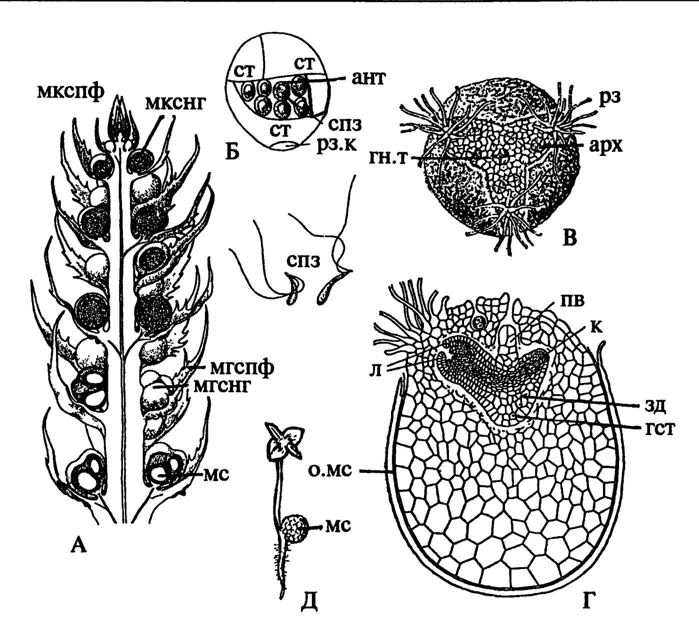


Рис. 214. Морфологические особенности селагинеллы: А — спороносный колосок в продольном разрезе; Б — мужской заросток; В — женский заросток; Г — зародыш, погруженный в мегаспору; Д — проросток.

Обозначения: ант — антеридий, арх — архегоний, гн.т — генеративная ткань женского заростка, гст — гаусторий, зд — зародыш, к — корень, л — лист, мгснг — мегаспорангий, мгспф — мегаспорофилл, мкснг — микроспорангий, мкспф — микроспорофилл, мс — мегаспора, о.мс — оболочка мегаспоры, пв — подвесок, рз — ризоиды, рз.к — ризоидальная клетка мужского заростка, спз — сперматозоиды, ст — клетки стенки антеридия

микроспоры в области 3-лучевого тетрадного рубца. Каждая сперматогенная клетка превращается в сперматозоид (рис. 214 Е).

Начальные стадии развития женского заростка характеризуются делением ядра мегаспоры и его производных. После этой ядерной стадии заросток переходит в клеточную стадию развития, так как вокруг каждого ядра обособляется цитоплазма и формируется оболочка. Разрастаясь, образовавшаяся многоклеточная ткань давит на оболочку мегаспоры, которая разрывается тройной щелью в области тетрадного рубца, и часть ткани, впоследствии зеленеющая, выступает наружу (рис. 214 В). На ней развиваются ризоиды и архегонии с очень короткой шейкой и брюшком, погруженным в ткань заростка. Половой процесс осуществляется так же, как у плаунов. Развивающийся из зиготы зародыш имеет подвесок, гаусторий и зачаток побега (рис. 214 Г). Проросток некоторое время питается за счет гаметофита (рис. 214 Д).

2.2. Отдел Хвощевидные (*Equisetophyta*)

Современные представители отдела — хвощи — многолетние травянистые корневищные растения со стеблями, четко расчлененными на длинные междоузлия и узлы, от которых отходят слабо развитые, сросшиеся в основании, мутовчатые листья и членистые боковые побеги (рис. 215 А).

У большинства видов главный, а иногда и боковые побеги заканчиваются спороносным колоском, или стробилом (рис. 215 А). У полевого хвоща стробилы образуются только на особых, не фотосинтезирующих побегах, развивающихся весной.

На оси стробила мутовками расположены спорофиллы, называемые *спорангиофорами* (рис. 215 А). Спорангиофор имеет вид многослойной шестиугольной пластинки (щитка), с ножкой, которой он прикреплен к оси стробила. На щитке вокруг ножки расположены продолговатые спорангии, их число у разных видов варьирует от 4 до 16. Хвощ — эвспорангиатное растение. Спорангий развивается из группы поверхностных клеток и имеет сначала многослойную стенку, однако ко времени созревания спор внутренние слои обычно разрушаются, и толщина стенки сокращается до 1–2 слоев.

Заполняющие полость спорангия спороциты, делясь редукционно, образуют тетрады спор. Споры шаровидные (рис. 215), с хлоропластами, содержащими зерна крахмала. Спора имеет 3 оболочки: эндоспорий, экзоспорий и периспорий, образующий 2 длинные, нитевидные, расширенные на концах *элатеры* (рис. 215 А), плотно закручивающиеся вокруг споры. Элатеры способны к гигроскопическим движениям. При созревании спор они подсыхают и раскручиваются, разрыхляя, таким образом, массу спор. При раскручивании усиливается их давление на стенку спорангия, в ней возникает продольная щель, через которую споры, собранные сцепляющимися элатерами в комочки, высеиваются и разносятся ветром.

Спора жизнеспособна только в течение нескольких дней. Попав в благоприятные условия, она прорастает, образуя ризоидальную и заростковую (проталлиальную) клетки, из последней и возникает сам заросток. Сначала он нитевидный, затем приобретает пластинчатое строение, еще позднее его основание становится многослойным. Эту довольно массивную часть заростка называют *подушкой*. На ее верхней стороне развиваются пластинчатые ветвящиеся выросты, клетки которых содержат хлоропласты, поэтому заросток рано становится фототрофным. На нижней стороне подушки формируются ризоиды, обеспечивающие прикрепление заростка к почве и его снабжение водой с растворенными в ней минеральными веществами.

У хвощей встречаются обоеполые, мужские и женские заростки (рис. 215 Б, В). В большой степени это определяется условиями внешней среды. При хорошем освещении и достаточной влажности формируются сильно расчлененные женские заростки, высотой от 3 до 30 мм, при более

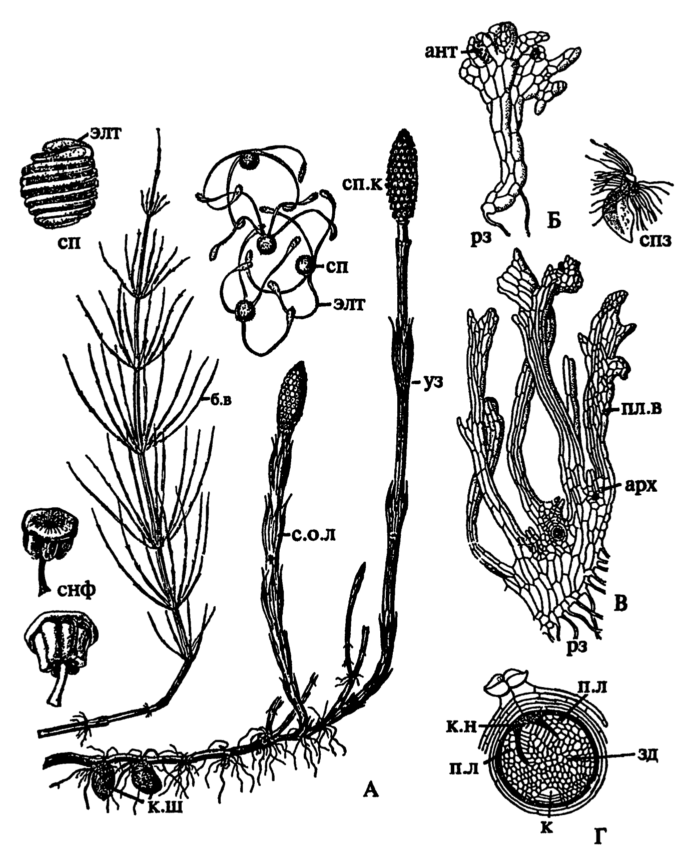


Рис. 215. Морфологические особенности хвощей: А — общий вид хвощей; Б — мужской заросток; В — женский заросток; Г — зародыш.
Обозначения: ант — антеридий, арх — архегоний, б.в — боковые веточки, зд — зародыш, к — корень, к.н — конус нарастания, к.ш — корневые шишки, п.л — первые листья зародыша, пл.в — пластинчатые выросты заростка, рз — ризоид, снф — спорангиофор (вид сбоку и в верхне-боковом положениях), с.о.л — сросшиеся основания листьев, сп — спора, спз — сперматозоид, сп.к — спороносный колосок, уз — узел, элт — элатеры

слабом освещении — мужские, которые, как правило, раза в 3 мельче и менее расчлененные.

На поверхности пластинчатых выростов мужского заростка закладываются антеридии, частично погруженные в его ткань. Они продуцируют крупные штопорообразно закрученные сперматозоиды (рис. 215) с пучком многочисленных (около 100) жгутиков. Архегонии закладываются на женском заростке в основании листовидных выростов. Брюшко архегония погружено

в многослойную ткань заростка, шейка выступает наружу. В брюшке находится яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка, а над ней — всего 2 шейковые канальцевые клетки.

На женских заростках при определенных условиях могут развиваться антеридии, заростки становятся обоеполыми, а после отмирания архегониев — мужскими. Однако на мужских заростках появление архегониев не было отмечено. Некоторые виды хвоща образуют только однополые заростки.

Так как оба типа заростков формируются из морфологически одинаковых спор, это явление обычно определяют как *физиологическую гетероспорию*, по-видимому, возникшую из морфологической гетероспории древнейших представителей хвощевидных — каламитов и клинолистов, существовавших в палеозое.

Половой процесс осуществляется в дождливую погоду или во время обильной росы. Зигота без периода покоя начинает делиться, образуя зародыш. В сформированном виде он состоит из зачатков стебля, листьев и корня (рис. 215 Г).

2.3. Отдел Папоротниковидные (*Pteridophyta*)

Папортники — растения с очень крупными цельными или сложно расчлененными листьями, улиткообразно закрученными в почке (рис. 216 А). Подавляющее большинство папоротников — травянистые растения, но во влажных тропических и субтропических областях встречаются также древовидные формы.

Листья либо все одинаковые, либо дифференцированы на трофофиллы и спорофиллы. У представителей класса ужовниковых (ужовника, гроздовника, гельминтостахиса) лист состоит из нижней, вегетативной, и верхней — спороносной частей, сидящих на одном черешке (рис. 217). Представители отдела — эвспорангиатные и лептоспорангиатные растения. Лептоспорангиатность (рис. 216 Г), сопряженная с быстрым развитием спорангиев, представляет собой эволюционно более прогрессивный признак, чем эвспорангиатность, свойственная древним таксонам этого отдела (классам ужовниковых и мараттиевых).

У большинства растений спорангии свободные. Чаще всего они развиваются на нижней стороне листа или его сегмента и собраны в пучки — *сорусы* (рис. 216 В), расположенные по обеим сторонам от средней жилки, как у *щитовника* мужского, *кочедыжника* женского (рис. 216 Б), или по краю листовой пластинки, как у орляка. Длинными ножками они прикреплены к *плаценте* — массивному выросту нижней стороны листа, в который входит проводящий пучок. От плаценты отходит покрывало — *индузий*, защищающий молодой сорус от высыхания. Форма покрывала имеет диагностическое значение. У некоторых растений, например, у голокучника, его нет. У орляка

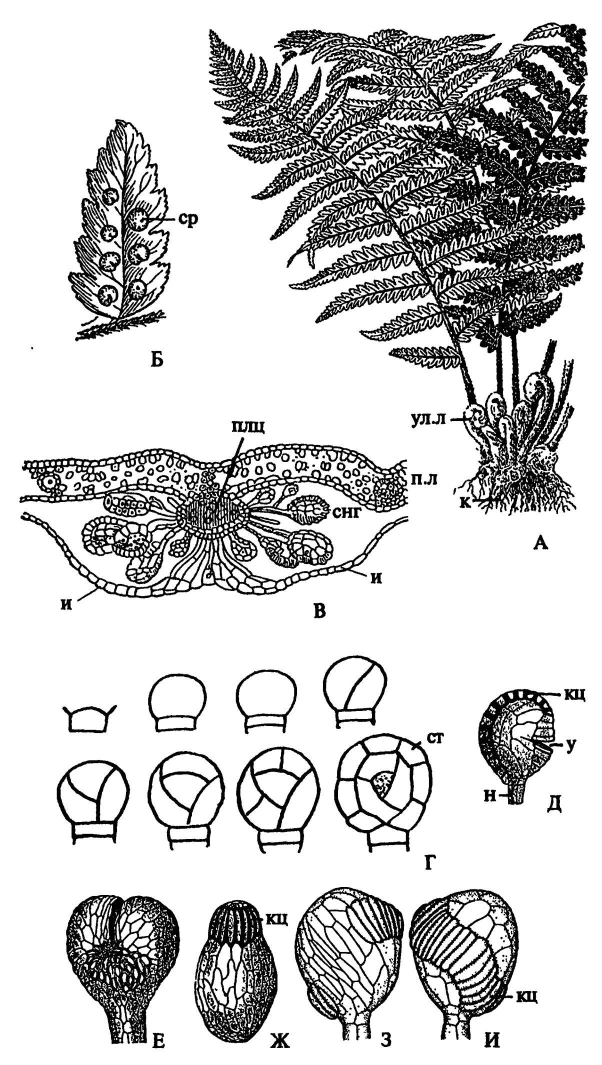


Рис. 216. Морфологические особенности папоротников: А — общий вид мужского папоротника; Б — сегмент листа; В – листовая пластинка в поперечном сечении; Г — разные стадии развития спорангия с однослойной стенкой; Д–И — разнообразие спорангиев у некоторых представителей папоротников: мужской папоротник, гименофилл, анемия, осмунда (в двух положениях).

Обозначения: и — индузий, к — корни, кц — кольцо, н — ножка, п.л — пластинка листа, плц — плацента, снг — спорангий, ср — сорус, ст — стенка молодого спорангия, у — устье, ул.л — улиткообразно закрученный зачаток листа

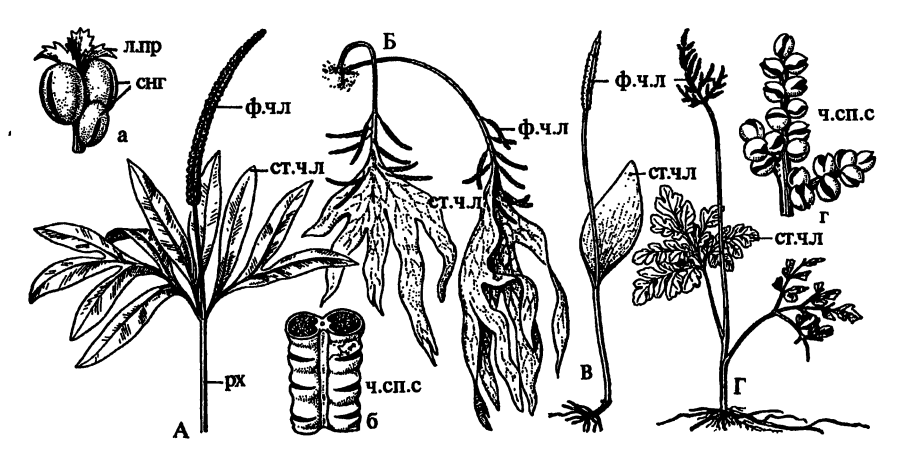


Рис. 217. Ужовниковые папоротники: А — гельминтостахис цейлонский: общий вид (А) и веточки спороносного сегмента (а); Б — ужовник пальчатый: общий вид (Б) и часть спороносного сегмента с погруженными в него спорангиями (б); В — ужовник обыкновенный; Г — гроздовник многораздельный: общий вид и часть спороносного сегмента спорофилла (г).

Обозначения: л.пр — листовые придатки, рх — рахис, снг — спорангии, ст.ч.л — стерильная часть листа, ф.ч.л — фертильная часть листа, ч.сп.с — часть спороносного сегмента

сорусы защищены не только индузием, но и завертывающимся на нижнюю сторону краем листовой пластинки.

У некоторых растений все спорангии закладываются на плаценте и развиваются более или менее одновременно. Однако биологически это не выгодно, так как споры созревают в одно и то же время, и при отсутствии благоприятных условий для их распространения размножение может и не произойти. В связи с этим более целесообразно разновременное заложение спорангиев и более растянутый период спороношения, что характерно для многих видов.

Среди папоротников имеются равноспоровые и разноспоровые растения. Споры обычно тетраэдрические, но бывают и билатеральные.

Спорангии или синангии могут вскрываться продольными щелями, но у многих растений освобождение спор осуществляется с помощью специального аппарата — *кольца*, представляющего собой ряд клеток стенки спорангия с неравномерно утолщенными оболочками: утолщены внутренняя тангентальная и боковые стенки клеток, а наружная остается тонкой (рис. 216 Д). По расположению кольца спорангии разнообразны (рис. 216 Д–И). У щитовника мужского кольцо, начинающееся у основания ножки спорангия, окружает его примерно на 2/3, место, где этих клеток нет, называют *устьем*. По мере созревания спор стенка спорангия высыхает. При испарении воды тонкие наружные стенки клеток кольца втягиваются

в полости клеток, их объем сокращается. В силу сцепления между молекулами воды еще обводненные утолщенные стенки клеток сближаются, протяженность кольца уменьшается, что в конце концов приводит к разрыву стенки спорангия в области устья. Кольцо сначала резко разворачивается, однако быстро занимает прежнее положение, так как прочно соединено с ножкой. При этом движении из спорангия с силой выбрасываются споры, иногда на расстояние до одного метра.

У большинства папоротников споры прорастают на свету, у орляка — как на свету, так и в темноте. Начальные этапы развития заростка (рис. 218 А–Д) характеризуются появлением зеленой клетки, выходящей через щель тетрадного рубца, вскоре она отделяет бесцветную клетку — ризоид, прикрепляющий развивающийся заросток к почве, а затем, вследствие ряда поперечных делений развивается зеленая нить, конечная клетка которой в дальнейшем делится в разных направлениях, что приводит к формированию пластинки (рис. 218 Е). Зрелый заросток (рис. 218 Ж) обычно представляет собой округло-сердцевидную пластинку не более 1 см в диаметре. Краевые зоны заростка однослойные, многослойна только средняя его часть, находящаяся под выемкой. От нижней стороны заростка отходят ризоиды, по краям расположены слизевые волоски. Заросток зеленый, автотрофный. На его нижней стороне, под выемкой, развиваются архегонии. Они погружены в ткань заростка (рис. 218 З), наружу выступают только изогнутые шейки. На нижней стороне суженной части заростка развиваются шаровидные антеридии, слегка выдающиеся над его поверхностью. В антеридии образуется сравнительно немного спирально закрученных многожгутиковых сперматозоидов (рис. 218 К), которые выходят из антеридия вместе с оболочками образующих их клеток, имеющих вид пузырей. Обычно антеридии закладываются и созревают раньше архегониев, что создает условия для перекрестного межгаметофитного оплодотворения. Для осуществления полового процесса необходимо достаточное количество воды, обеспечивающей передвижение сперматозоидов к архегонию.

Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш. С помощью ножки, внедряющейся в ткань заростка, он поглощает из него питательные вещества. После образования стебля, первого листа и корня, спорофит переходит к самостоятельному питанию. Первые листья растения всегда устроены проще, чем последующие (рис. 216 А; 218 Л).

Более крупные (до 2–3 см) мясистые зеленые заростки свойственны представителям мараттиевых папоротников. Они живут иногда несколько лет. У ужовниковых заростки имеют радиальное строение, они развиваются под землей, на глубине 2–10 см, достигая 5–6 см в длину и 0,5–1,5 см в толщину. Заростки микотрофные, так как в клетках наружных слоев поселяется гриб.

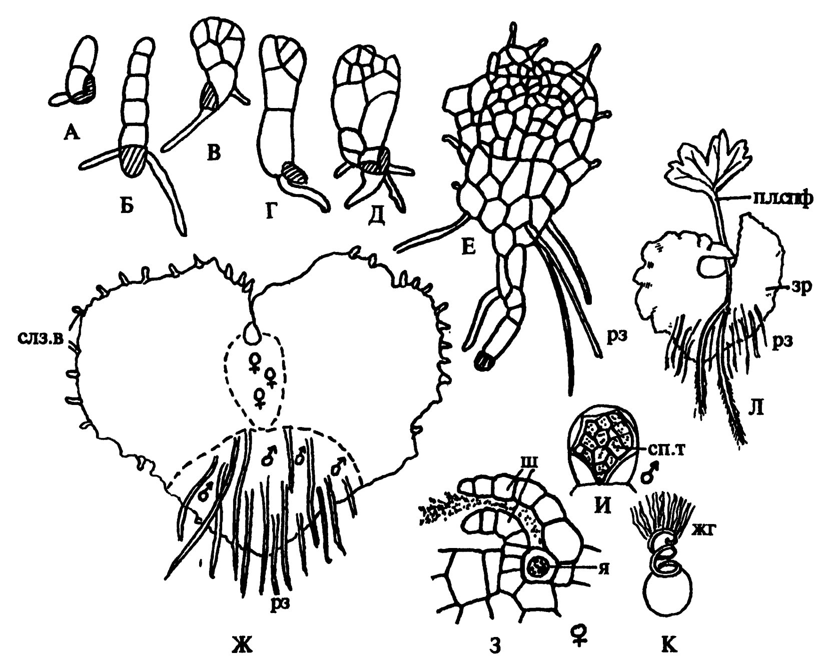


Рис. 218. Развитие заростка папоротника: А–Е — последовательные стадии развития заростка из споры; Ж — сформированный заросток; З — архегоний; И — антеридий; К – сперматозоид; Л — молодой спорофит, развивающийся на заростке.
Обозначения: жг — жгутики, зр — заросток, п.л.спф — первый лист спорофита, рз — ризоиды, слз.в — слизевые волоски, сп.т — сперматогенная ткань, ш — шейка архегония, я — яйцеклетка

Хотя у папоротников преобладает изоспория, но встречается и гетероспория, свойственная некоторым водным растениям. Из них широко известны *марсилия*, длинные черешки которой заканчиваются мутовкой из 4 листочков, и *сальвиния* — плавающее растение с 2 рядами обычных вегетативных листьев и одним рядом корнеподобных, погруженных в воду спорофиллов (рис. 219 А). На их спороносных сегментах развиваются сорусы, одни из которых состоят из микро-, другие — из мегаспорангиев. Сорус окружен двумя индузиями, соединенными в его верхней части. На остальном протяжении индузии свободны, между ними образуется воздухоносная полость, обеспечивающая плавучесть соруса (рис. 219 А). Обычно эти образования называют *спорокарпиями*.

Мелкие шаровидные многочисленные микроспорангии прикреплены к разветвленным плацентам длинными ножками (рис. 219 А). Микроспорангий обычно образует 64 микроспоры, тетраэдрические тетрады которых

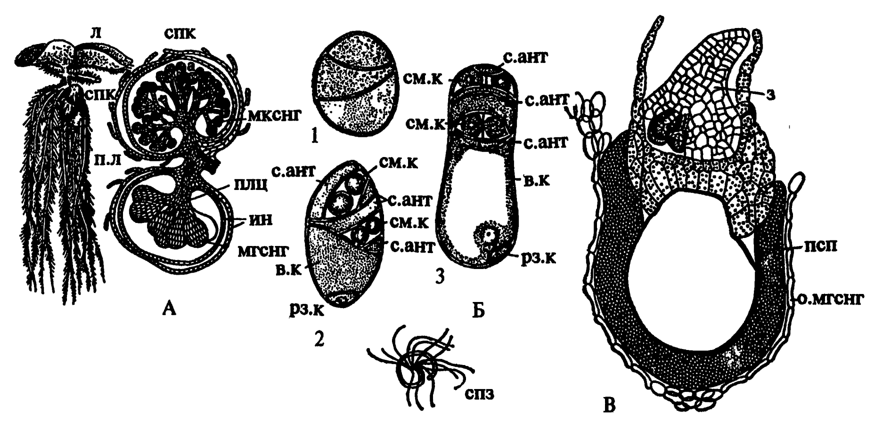


Рис. 219. Морфологические особенности сальвинии: А — общий вид растения и сорусов в продольном разрезе; Б (1–3) — развитие мужского заростка; В — женский заросток с зародышем.

Обозначения: в.к — вегетативная клетка, з — зародыш, ин — индузий, л — листья, мкснг — микроспорангий, мгснг — мегаспорангий, о.мгснг — оболочка мегаспорангия, плц — плацента, п.л — подводные листья, псп — периспорий, рз.к — ризоидальная клетка, с.ант — стенка антеридия, см.к — сперматогенные клетки, спз — сперматозоид, спк — спорокарпий

погружены в отвердевающую плазматическую массу — *массулу*. У сальвинии плавающей зрелые микросорусы осенью погружаются на дно водоема, их покрывала постепенно сгнивают. Весной спорангии всплывают, находящиеся в них микроспоры прорастают, прорывая при этом стенку микроспорангия. Мужской заросток очень редуцирован (рис. 219 Б). Он имеет единственную ризоидальную клетку и 2 антеридия с двумя сперматогенными клетками в каждом. Мужской заросток продуцирует всего 8 спирально закрученных многожгутиковых сперматозоидов (рис. 219).

Мегаспорангиев в сорусе немного. Толстыми короткими ножками они прикреплены к массивным плацентам. В мегаспорангии созревает только одна мегаспора. Она имеет толстый периспорий тапетального происхождения, способствующий, благодаря своей легкости, удерживанию мегаспорангия на поверхности воды.

Как и микросорусы, мегасорусы, оторвавшись осенью от растения, падают на дно водоема. Весной, после сгнивания покрывал, мегаспорангии всплывают. Из мегаспоры, находящейся внутри мегаспорангия, развивается женский заросток. При первом делении мегаспоры образуется 2 неравные клетки. Из маленькой клетки развивается генеративная часть заростка; более крупная нижняя, разрастаясь, сначала становится многоядерной, а затем превращается в многоклеточную ткань, заполняющуюся питательными веществами, используемыми для развития зародыша. Через разрыв оболочки

мегаспоры в области тетрадного рубца генеративная часть заростка, представляющая собой зеленую неправильно-треугольную пластинку, выступает наружу (рис. 219 В). На ней развиваются несколько архегониев. Половой процесс осуществляется так же, как у других рассмотренных растений. Зародыш долгое время питается за счет заростка, не покидающего оболочки мегаспоры, но после появления стебелька и первого щитовидного листочка переходит к самостоятельному питанию.

3. Отдел Голосеменные (*Gymnospermae*, или *Pinophyta*)

Голосеменные — разноспоровые растения. Их семязачатки, развивающиеся на поверхности мегаспорофиллов или аналогичных им структур, как правило, ничем не прикрытые, голые. Этим и объясняется название отдела. Современные голосеменные составляют 4 класса: саговниковых, гинкговых, хвойных и гнетовых. Каждый класс характеризуется некоторыми специфическими особенностями репродуктивной сферы. Наибольший интерес в этом отношении представляют саговниковые и хвойные.

3.1. Саговниковые

Саговниковые — однодомные либо двудомные растения с прямостоячими или клубневидно утолщенными стволами и очень крупными перистыми листьями, в почкосложении улиткообразно свернутыми, как у папоротников.

Микроспорофиллы довольно массивные, собранные в плотные шишки — *микростробилы*. На поверхности микроспорофилла развиваются многочисленные мелкие сорусы из 2–3 микроспорангиев (рис. 220 А, Б).

Голосеменные — эвспорангиатные растения, стенки их микроспорангиев многослойные. Наружный эпидермальный слой дифференцирован в *экзотеций* (от греч. exo — снаружи и theca — гнездо), субэпидермальный — в *эндотеций*. У саговниковых и других голосеменных эндотеций обеспечивает вскрывание микроспорангия, его клетки имеют неравномерно утолщенные оболочки. С внутренней стороны стенка микроспорангия выстлана тапетумом, окружающим спорогенную ткань, или археспорий, клетки которого, делясь митотически, образуют микроспороциты. Из каждого микроспороцита вследствие редукционного деления возникает тетрада микроспор.

Мужской гаметофит, развивающийся из микроспоры, называют *пыльцевым зерном*, или *пылинкой*. Пылинка имеет 2 оболочки. Внутреннюю оболочку называют интиной, наружную — экзиной. Наружный слой экзины имеет ячеистое строение, на проксимальном конце он утончен. Это уменьшает массу пыльцевого зерна и способствует его распространению с помощью ветра.

Начальные стадии развития пыльцевых зерен проходят внутри микроспорангия, а заключительные — после перенесения их на семязачатки.

26 Зак. 53

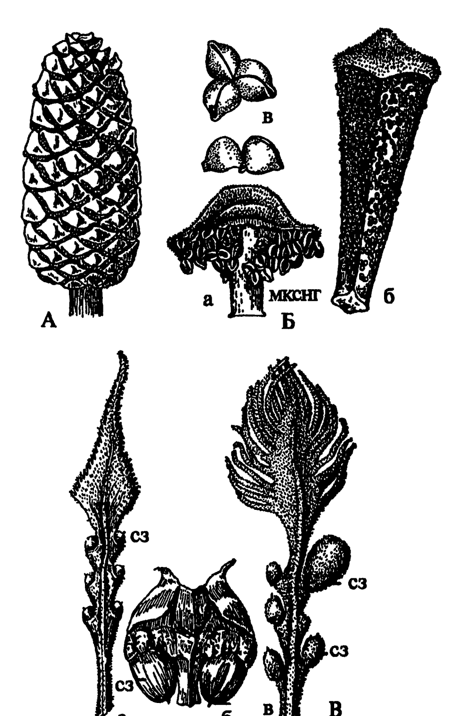


Рис. 220. Органы спороношения саговников: А — мужской стробил; Б — микроспорофиллы: а — замии, в – сорусы замии, б — саговник; В — мегаспорофиллы: а, в — видов саговника, б — цератозамии.
Обозначения: мкснг — микроспорангии, сз — семязачатки

У саговниковых пыльцевое зерно покидает микроспорангий в трехклеточном состоянии. В нем различают *проталлиальную*, *антеридиальную* и *сифоногенную* клетки. Такой гаметофит продуцирует всего 2 мужские гаметы (рис. 221 Л–П).

Мегаспорофиллы у саговника свободные, перистые, расположенные на верхушке побега между вегетативными листьями и несущие по краям 6–9 семязачатков (рис. 220 В, а, в). У других представителей того же класса мегаспорофиллы собраны в крупные стробилы, внешне похожие на микростробилы (рис. 221 А). У энцефаляртоса мегастробилы длиной до 80 см и весом до 50 кг. У многих саговниковых каждый мегаспорофилл несет на верхней стороне 2 семязачатка (рис. 220 В, б).

Развитие семязачатка начинается с появления на поверхности мегаспорофилла небольшого бугорка. Это зачаток мегаспорангия, называемого *нуцеллусом*. В основании разрастающегося нуцеллуса, над формирующейся ножкой, вскоре появляется кольцевой валик — зачаток покрова, или *интегумента*. Он обрастает нуцеллус со всех сторон, но на верхушке его края не смыкаются, образуя канал — *пыльцевход*, или *микропиле*. Между внутренним входом в канал и нуцеллусом находится *пыльцевая камера* (рис. 221 В–Е).

Часть семязачатка, находящуюся напротив пыльцевхода, называют *халазой*. В нее из мегаспорофилла входит проводящий пучок.

В нуцеллусе близ микропиле обособляется единственная археспориальная клетка, которая становится мегаспороцитом и, делясь редукционно, образует *линейную тетраду мегаспор*, расположенных одна под другой вдоль оси нуцеллуса (рис. 221 В). Все остальные клетки нуцеллуса составляют многослойную стенку мегаспорангия. Таким образом, семязачаток представляет собой весьма своеобразную структуру. Ее особенность состоит, прежде всего, в наличии интегумента, не гомологичного покрывальцу (индузию) папоротников, хотя некоторые ученые придерживались этой точки зрения. Более широкое распространение получила синангиальная гипотеза происхождения семязачатка, разработанная М. Бенсон в 1908 г. Согласно этой гипотезе, семязачаток представляет собой синангий из нескольких мегаспорангиев, из которых только один (центральный) — фертильный. Окружающие его

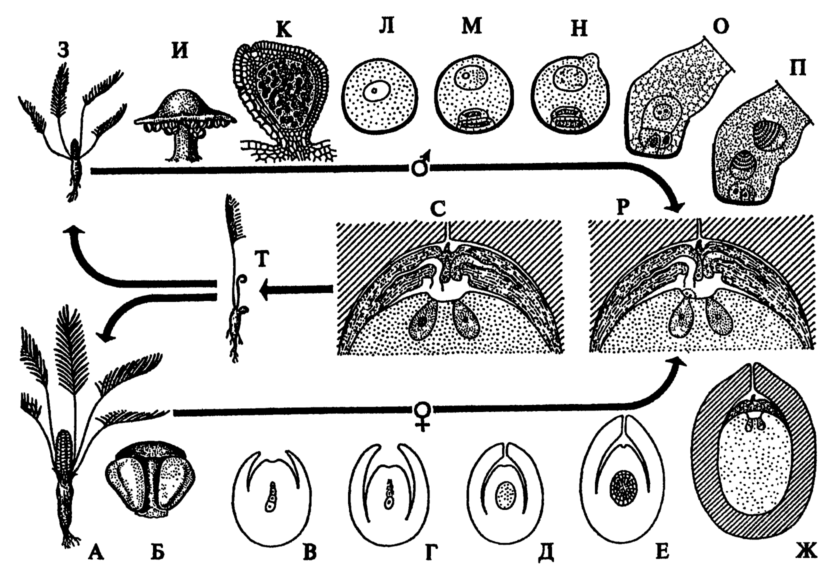


Рис. 221. Жизненный цикл саговника: А — женское растение; Б — мегаспорофилл с 2 семязачатками; В — линейная тетрада мегаспор; Г — семязачаток с единственной сохранившейся мегаспорой; Д — образование свободноядерного женского гаметофита; Е — образование клеточного гаметофита; Ж — появление архегониев; З — мужское растение; И - микроспорофилл; К — микроспорангий; Л — микроспора; М — образование трехклеточного мужского гаметофита; Н — прорастание клетки-гаустория (сифоногенной клетки); О - образование сперматогенной клетки; П — формирование сперматозоидов; Р — верхняя часть семязачатка перед оплодотворением; С — то же после оплодотворения одной из яйцеклеток; Т — проросток

стерильные мегаспорангии срослись между собой, образовав интегумент. Микропиле соответствует промежутку между верхушками мегаспорангиев. Эту гипотезу подтверждает строение семязачатков древнейших представителей семенных растений — семенных папоротников. Даже у некоторых современных саговниковых интегумент вокруг микропиле имеет лопастной характер. Хотя семязачаток и рассматривают как синангий из нескольких мегаспорангиев, но все они в процессе эволюции подверглись значительным структурным и функциональным изменениям, что и привело к появлению у высших растений этой уникальной структуры.

Из 4 образовавшихся в нуцеллусе мегаспор достигает зрелости только одна, а три, обращенные к микропиле, отмирают (рис. 221 Г). Оставшаяся мегаспора увеличивается в размерах и дает начало женскому заростку, называемому *эндоспермом* (рис. 221 Е, Ж). В его развитии выделяют 2 стадии: ядерную и клеточную. Сначала происходят митотические деления ядра мегаспоры и его производных, многочисленные ядра располагаются в постенном слое цитоплазмы, потом между ними возникают клеточные перегородки. Дальнейшее развитие клеток идет центростремительно. Самая внутренняя часть эндосперма развивается позднее периферической. Края эндосперма, расположенные под микропиле, разрастаются, образуя углубление. В это углубление открываются шейки формирующихся в эндосперме нескольких архегониев (рис. 221 Ж). Архегоний состоит из брюшка, содержащего яйцеклетку, над которой находится рано отмирающее ядро брюшной канальцевой клетки, и короткой шейки. В клетках эндосперма откладываются запасные вещества, преимущественно крахмал, в меньшей степени — жиры. Эти вещества поступают в эндосперм из нуцеллуса, а затем и из внутренних слоев интегумента. В зрелом семязачатке остатки нуцеллуса сохраняются, главным образом, на верхушке, над углублением в эндосперме.

Хотя женский гаметофит саговниковых в течение всей жизни не теряет связь с материнским растением, более того, он развивается под оболочкой мегаспоры, однако при извлечении его из семязачатка он зеленеет, так как содержащиеся в его клетках лейкопласты превращаются в хлоропласты. Это свидетельствует о том, что женский гаметофит саговниковых, вероятно, произошел от автотрофных гаметофитов их далеких предков.

Саговниковые — преимущественно ветроопыляемые растения. При созревании мегастробилов их оси удлиняются, между мегаспорофиллами образуются щели, через которые на семязачатки попадает пыльца. Есть сведения, что некоторые саговниковые опыляются насекомыми — жуками, которых привлекает сильный и неприятный запах стробилов, их яркая окраска и, конечно, обилие пыльцы.

Во время опыления из микропиле семязачатка выделяется некоторое количество жидкости, в нее попадают пыльцевые зерна. Высыхание жидкости способствует втягиванию пыльцевого зерна в пыльцевую камеру, где

оно прорастает. При этом сифоногенная клетка образует пыльцевую трубку, играющую роль гаустория (рис. 221 Р, С). Он внедряется в стенку пыльцевой камеры, образованной нуцеллусом, поглощая из него питательные вещества. *Антеридиальная клетка* входит в гаусторий и делится, образуя *клетку-ножку антеридия* и *сперматогенную* клетку. Клетка-ножка, как и ядро сифоногенной клетки, впоследствии разрушаются, а из сильно разрастающейся сперматогенной клетки, приближающейся по гаусторию к архегонию, обычно через несколько месяцев после опыления образуются два крупных кубаревидных *сперматозоида* со спирально расположенными короткими жгутиками в передней части (рис. 221 О, П). Через разрыв гаустория сперматозоиды вместе с его жидким содержимым попадают в углубление в верхней части эндосперма, доплывают до шейки архегония, один из них входит в его брюшко, где и сливается с яйцеклеткой. Второй сперматозоид погибает.

Саговниковые по характеру полового процесса занимают промежуточное положение между рассмотренными ранее растениями и остальными голосеменными (из современных растений только гинкговые тоже имеют сперматозоиды). У саговниковых еще сохранилась потребность в жидкости для осуществления полового процесса, но эту жидкость доставляет не внешняя среда, а сам гаметофит.

После оплодотворения из зиготы сначала формируется очень крупная многоядерная клетка, затем образуется многоклеточная структура, называемая *предзародышем*. Из его базальной клетки развивается подвесок, продвигающий предзародыш в ткань эндосперма.

Зрелое семя к моменту опадения с материнского растения содержит эндосперм, слабо или совсем морфологически недифференцированный зародыш и мощную семенную кожуру, формирующуюся из интегумента. Она состоит из 3 слоев. Наружный, мясистый, обычно желто-красный слой называют *саркотестой* (от греч. sarkos — мясо и лат. testa — семенная кожура), средний, твердый, сложенный каменистыми клетками — *склеротестой* (от греч. sklêros — твердый), а внутренний, паренхимный — *эндотестой.*

3.2. Хвойные

Хвойные отличаются от саговниковых некоторыми деталями строения репродуктивных структур и особенностями размножения. Это высокие стройные деревья, реже кустарники. Микростробилы, или мужские шишки, формируются в верхних частях боковых побегов, продолжающих рост после отмирания микростробилов (рис. 222 А). Микроспорофиллы либо пластинчатые, чешуевидные, как у сосны, либо щитовидные, как у тисса. Они расположены на оси стробила в очередной последовательности (рис. 222 Б), у кипариса — мутовками.

На нижней стороне микроспорофилла сосны находятся 2 сросшихся в синангий микроспорангия (рис. 222 В), у некоторых хвойных микроспо-

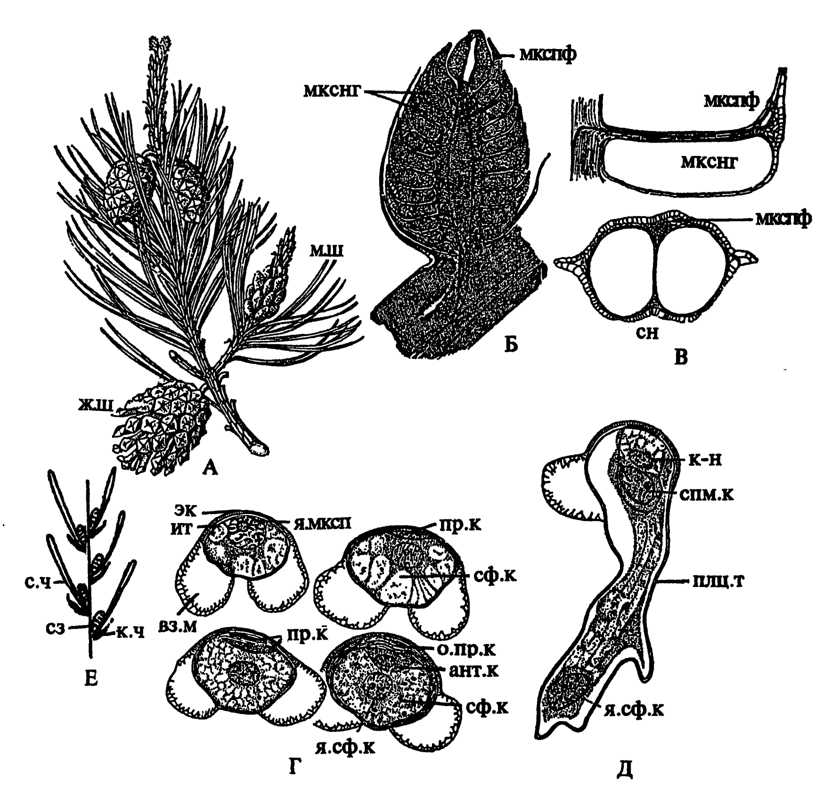


Рис. 222. Морфологические особенности репродуктивных структур сосны: А — общий вид ветки с мужскими (м.ш) и женскими (ж.ш) шишками; Б — мужская шишка в продольном разрезе; В — микроспорофилл и микроспорангии; Г — микроспора и развитие пыльцевого зерна; Д — прорастание пыльцевой трубки; Е — схема строения женской шишки.

Обозначения: ант.к — антеридиальная клетка, вз.м — воздухоносные мешки, ит — интина, к-н — клетка-ножка, к.ч — кроющая чешуя, мкспф — микроспорофилл, мкснг — микроспорангий, о.пр.к — остатки проталлиальных клеток, плц.т — пыльцевая трубка, пр.к — проталлиальные клетки, сз — семязачаток, сн — синангий из 2 микроспорангиев, спм.к — спермиогенная клетка, сф.к — сифоногенная клетка, с.ч — семенная чешуя, эк — экзина, я.мксп — ядро микроспоры, я.сф.к — ядро сифоногенной клетки

рангиев значительно больше; у араукарий, например, их свыше 10. Во вскрывании микроспорангия участвует его наружный слой — *экзотеций*, клетки которого имеют сетчатые и спиральные утолщения оболочек. Тапетум, развивающийся либо из археспория, либо из внутреннего слоя стенки микроспорангия, расходуется на формирование микроспор, развивающихся из микроспороцитов после их редукционных делений. Спородерма ми-

кроспоры как и у других голосеменных, состоит из экзины и интины. У тисса, можжевельника развитие мужских заростков (пыльцевых зерен) начинается после освобождения микроспор из микроспорангия, у большинства хвойных — внутри него. Микроспоры некоторых хвойных имеют *воздухоносные мешки*, происхождение которых связано с *расслоением экзины* (рис. 222 Г). Чаще всего воздухоносных мешков 2, как у сосны, ели, иногда их больше, как у представителей семейства ногоплодниковых, либо один, как у тсуги; у лиственницы, псевдотсуги их нет. Воздухоносные мешки определяют парусность микроспор и развивающихся из них пыльцевых зерен, их способность перемещаться на большие расстояния с помощью ветра.

Пыльцевые зерна хвойных различаются числом проталлиальных клеток. У сосны, например, 2 *проталлиальные клетки*, образующиеся последовательно при первых двух делениях ядра микроспоры, рано разрушаются, и *пылинка* покидает микроспорангий в двухклеточном состоянии: она имеет *антеридиальную* и *сифоногенную* клетки (рис. 222 Г). В пылинке араукарии 13–40 проталлиальных клеток, возникающих вследствие деления одной, а у тисса, кипариса проталлиальных клеток нет.

Женские шишки хвойных отличаются от мегастробилов саговниковых отсутствием типичных мегаспорофиллов.

У сосны, ели на оси женской шишки расположены 2 типа чешуй: мелкие *кроющие* и находящиеся в их пазухах более крупные *семенные чешуи* с двумя семязачатками на верхней стороне, близ основания (рис. 222 Е; рис. 223 А, Б). Пазушное положение семенной чешуи доказывает, что по происхождению она представляет собой не спорофилл (так как лист не может находиться в пазухе другого листа), а укороченный побег, сильно видоизмененный в связи с выполнением им функции спороношения. Таким образом, *семенная чешуя* хвойных не гомологична, а *аналогична мегаспорофиллу саговниковых*. У некоторых хвойных, в частности, у араукарий, семенная и кроющая чешуи срастаются.

Семязачатки закладываются на поверхности семенной чешуи в виде бугорков, их развитие происходит так же, как у саговников. Зрелый семязачаток состоит из интегумента с микропиле в верхней части и расположенной под ним пыльцевой камеры, остатков нуцеллуса, эндосперма и архегониев, которых может быть от одного до нескольких. В отличие от семязачатка саговниковых у хвойных нет углубления в микропилярной части эндосперма, вплотную примыкающего к нуцеллусу (рис. 223 В). Как и у саговниковых, в период опыления хвойных из микропиле выделяется жидкость, в которую попадают пыльцевые зерна, втягивающиеся в пыльцевые камеры по мере высыхания этой жидкости. У сосны втягиванию пыльцевого зерна в пыльцевую камеру способствуют воздухоносные мешки, играющие роль поплавков, позволяющих сохранять определенную ориентацию пыльцевого зерна, которое

всегда обращено дистальной стороной внутрь семязачатка. Это имеет важное значение, так как на этой стороне находится *борозда* — утонченная часть оболочки, играющая роль *гармомегата*, то есть способствующая регулированию объема пыльцевого зерна. Через эту легко растягивающуюся борозду после ее соприкосновения с нуцеллусом *сифоногенная* клетка прорастает, образуя *пыльцевую трубку*. Она растет сквозь нуцеллус по направлению к архегонию, дорастает до его шейки, входит в нее и достигает яйцеклетки (рис. 223 В). К этому времени антеридиальная клетка успевает образовать *клетку-ножку антеридия* и *спермиогенную* клетку, из которой развиваются 2 мужские гаметы — *спермии*. Через разрыв на конце пыльцевой трубки ее содержимое вместе со спермиями изливается в цитоплазму яйцеклетки. Ядро одного из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, осуществляя ее оплодотворение. Ядро сифоногенной клетки, клетка-ножка и второй спермий отмирают. Таким образом, половой процесс у хвойных в отличие от саговниковых происходит без участия жидкости. Спермии передвигаются к яйцеклеткам не активно, а пассивно, движением цитоплазмы пыльцевой трубки, поэтому мужским гаметам хвойных жгутики не нужны. Схема цикла развития сосны показана на рис. 224.

У сосны между попаданием пыльцы на женскую шишку (опылением) и оплодотворением проходит 12–14 месяцев, у многих других хвойных эти процессы осуществляются в течение одного вегетационного периода.

Из оплодотворенной яйцеклетки — зиготы — развивается зародыш. В результате деления ядра зиготы и последующих делений образуются 8 клеток, расположенных в 2 этажа. Клетки нижнего этажа, делясь, образуют 16 клеток, составляющих 4 яруса. Это стадия *предзародыша*. Из клеток самого нижнего яруса развивается зародыш, клетки второго яруса, вытягиваясь, формируют *подвесок*, вдвигающий зародыш в эндосперм, клетки 3-го яруса остаются без изменений, а клетки 4-го яруса способствуют передаче питательных веществ из эндосперма зародышу рис. 223 Г).

Обычно развивается один зародыш, иногда наблюдается полиэмбриония, при которой образуются несколько зародышей вследствие расщепления одного, но добавочные зародыши обычно мельче основного. В семязачатках, содержащих не один, а 2 или более архегониев, чаще всего оплодотворяется яйцеклетка одного из них, остальные отмирают. Если же произошло оплодотворение нескольких яйцеклеток, что возможно при развитии нескольких пыльцевых трубок, то обычно начинают формироваться несколько зародышей, но полного развития достигает обычно один.

Морфологическая дифференциация зародыша на осевую часть — зародышевый корень и гипокотиль — и семядоли заканчивается на материнском растении. Чаще всего зародыш имеет 2 семядоли, но нередко вследствие их расщепления возникают многосемядольные зародыши, как у сибирской сосны (рис. 223 Д). Зрелое семя состоит из зародыша, эндосперма, остатков

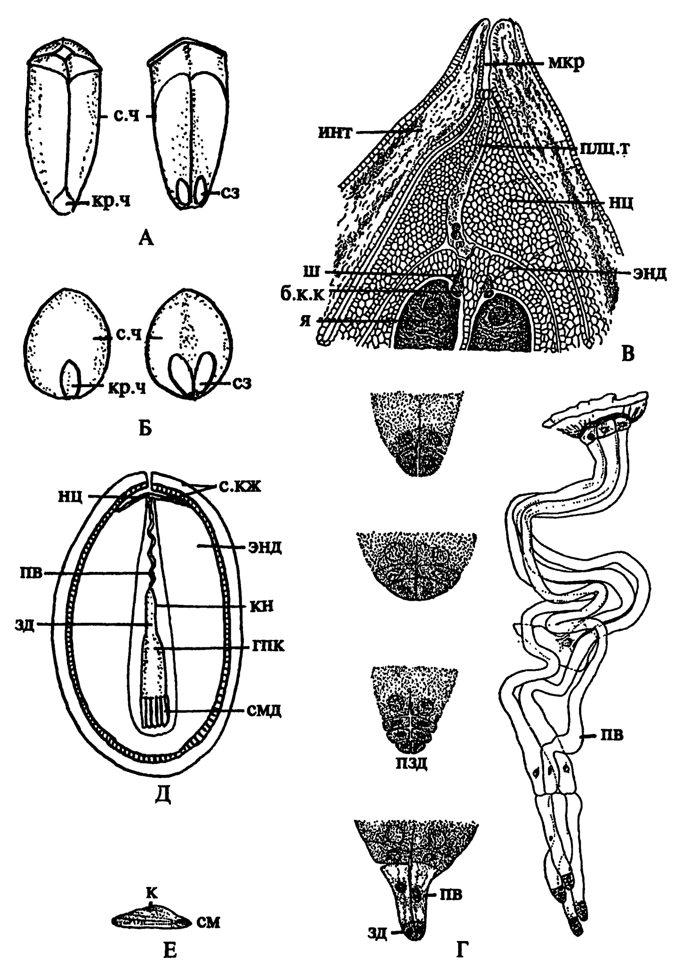


Рис. 223. Расположение и строение семязачатков, развитие зародыша, строение семени хвойных: А — семенная и кроющая чешуи сосны с наружной и внутренней сторон; Б — то же ели; В — верхняя часть семязачатка; Г — начальные стадии развития зародыша; Д — семя в продольном разрезе; Е — семя сосны, внешний вид.

Обозначения: б.к.к — брюшная канальцевая клетка, гпк — гипокотиль, зд — зародыш, инт — интегумент, к — крылышко, кн — корень, кр.ч — кроющая чешуя, мкр — микропиле, нц — нуцеллус, пв — подвесок, пзд — предзародыш, плц.т — пыльцевая трубка, сз — семязачаток, с.кж — семенная кожура, см — семя, смд — семядоли, с.ч — семенная чешуя, ш — шейка архегония, энд — эндосперм, я — яйцеклетка

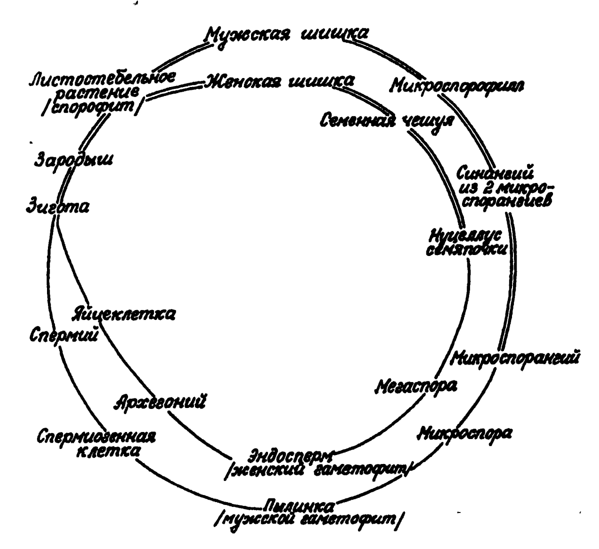


Рис. 224. Схема цикла развития сосны

нуцеллуса в виде пленчатого колпачка на его верхушке и семенной кожуры — *спермодермы*. Ее наружный слой деревянистый или кожистый, внутренний — тонкий, пленчатый. У некоторых растений, например, у ели, сосны семена снабжены *крыловидными придатками*, отщепляющимися от семенной чешуи (рис. 223 Е). По мере созревания семян семенные чешуи разрастаются и древеснеют. Когда семена созревают, чешуи расходятся, и семена выпадают из шишек. У некоторых хвойных, в частности у тисса, семена окружены мясистыми оранжево-красными дополнительными покровами, способствующими их распространению с помощью птиц. У можжевельника мясистыми фиолетово-черными становятся срастающиеся между собой семенные чешуи.

3.3. Гнетовые

Особое место среди голосеменных занимают представители класса гнетовых: эфедра, гнетум, вельвичия. Эти растения отличаются от других голосеменных некоторыми важными особенностями репродуктивных структур. У них вокруг микро- и мегастробилов расположены стерильные чешуи, составляющие своеобразный «околоцветник». Семязачатки имеют микропилярные трубки, возникающие вследствие вытягивания краев интегументов в области микропиле. Интегументов два, но у вельвичии сохранился лишь один внутренний, а наружный редуцировался. Весьма интересно строение женских заростков. У эфедры он похож на заросток других голосеменных. У гнетума клеточное строение имеет только нижняя часть заростка, а в верхней находятся многочисленные свободные ядра, каждое из которых

потенциально способно к оплодотворению. У вельвичии заросток многоклеточный, генеративную роль играет его верхняя, обращенная к микропиле часть. Находящиеся здесь клетки, обычно содержащие более одного ядра, вытягиваются в проталлиальные трубки, в которые входят ядра. Проталлиальные трубки внедряются в нуцеллус, где они смыкаются с пыльцевыми трубками. В месте соприкосновения их оболочки растворяются, ближайшее к этому месту ядро входит из проталлиальной трубки в пыльцевую, где и сливается с ядром одного из спермиев. Таким образом, не спермий движется к ядру потенциальной яйцеклетки, а ее ядро движется навстречу спермию. Образовавшаяся зигота снова переходит в проталлиальную трубку. По сравнению с эфедрой, женские гаметофиты гнетума и вельвичии еще более редуцированы, так как в них нет архегониев.

Таким образом, голосеменные отличают от ранее рассмотренных растений следующие признаки.

1. Наличие семязачатка, в котором мегаспорангий (нуцеллус) окружен эволюционно новым образованием — интегументом, формирующим пыльцевход (микропиле) как приспособление для вхождения внутрь семязачатка пыльцевого зерна.

2. Развитие мужского и женского гаметофитов происходит не только внутри микро- и мегаспорангиев, но и под оболочками соответствующих спор.

3. Редукция антеридия, а у некоторых растений — и архегония.

4. Отсутствие потребности в воде для осуществления полового процесса, так как мужские гаметы — спермии — перемещаются к яйцеклетке по пыльцевой трубке. Исключение составляют саговниковые и гинкговые.

5. Женский заросток представлен эндоспермом, наиболее редуцированным у гнетума и вельвичии, у которых каждое ядро в микропилярной части заростка потенциально способно к оплодотворению.

6. Зародыш спорофита обычно полностью развивается на материнском растении и лишь у саговниковых и гинкго он заканчивает морфологическую дифференциацию после опадения семени.

7. Семя представляет собой цитологически гетерогенную структуру. Оно состоит из диплоидного зародыша — зачатка спорофита нового поколения, остатков нуцеллуса и семенной кожуры — производных спорофита предыдущего поколения – и гаплоидного женского заростка — эндосперма, который после оплодотворения яйцеклетки выполняет функции запасающей ткани, вещества которой используются развивающимся из зародыша проростком.

Глава 16

Отдел Покрытосеменные (*Angiospermae*, или *Magnoliophyta*)

1. Основные отличия покрытосеменных от голосеменных

Покрытосеменные представляют собой завершающий этап того направления эволюции высших растений, которое связано с гетероспорией и редукцией половых поколений.

Разнообразие жизненных форм, представленных деревьями, кустарниками, кустарничками, лианами, многолетними и однолетними травами, свойственная им большая экологическая пластичность, совершенство проводящей системы определили их господство на земном шаре, начиная с мелового периода. М. И. Голенкин (1922) называл их «победителями в борьбе за существование», а французский ученый Л. Амберже (1951) сравнивал их появление со «всемирным взрывом».

Покрытосеменными растения названы потому, что в отличие от голосеменных, их семязачатки расположены не на поверхности мегаспорофиллов или аналогичных им структур — семенных чешуях, — а в замкнутых полостях (завязях), образованных сложенными вдоль средних жилок и сросшихся краями мегаспорофиллов.

Эти растения названы также цветковыми, так как имеют *цветок* — весьма специализированный неразветвленный побег с ограниченным ростом и укороченной осью, в типичных случаях имеющий мегаспорофиллы (*плодолистики*), микроспорофиллы (*тычинки*) и окружающие их стерильные листовидные структуры, составляющие *околоцветник*.

В цветке осуществляются мега- и микроспорогенезы, формирование заростков, сложный процесс оплодотворения, приводящий к образованию зародыша спорофита и запасающей ткани. В итоге это приводит к развитию *семени* и *плода*, участвующего не только в защите семян, но и в их распространении.

Анализ особенностей генеративного размножения покрытосеменных невозможен без выяснения морфологической природы цветка — своеобразной «визитной карточки» этих растений. При этом наибольший интерес представляет его обоеполость, то есть наличие в нем и микро- и мегаспорофиллов. Таких обоеполых стробилов у современных голосеменных нет.

2. Гипотезы происхождения цветка

Согласно классической, или *фолиарной* (от лат. folium — лист) концепции, высказанной еще И. В. Гёте (1790), поддержанной А. П. Декандоллем (1813) и другими исследователями, все элементы цветка представляют собой метаморфизированные листья. Поэтому цветок определяли как видоизмененный побег с ограниченным ростом, приспособленный для осуществления всех процессов, обеспечивающих семенное размножение растений.

Принимая во внимание несомненное сходство между голо- и покрытосеменными растениями по некоторым особенностям размножения и строению репродуктивных структур, в том числе наличию семязачатков, осуществлению спорогенеза, приводящего к образованию линейной тетрады мегаспор, сильной редукции гаметофитов и т. д., Р. Веттштейн (1900) разработал *псевдантовую теорию*, рассматривающую цветок как компактное собрание («соцветие») нескольких стробилов, прототипом которых могли быть однополые стробилы гнетовых. Образование обоеполого цветка, по его мнению, происходило путем случайного объединения разнополых стробилов. При этом женский стробил, кроющие листья которого абортировались, должен находиться в центре такого собрания. Мужские стробилы располагались вокруг женского, часть их кроющих листьев редуцировалась, из оставшихся листьев возник околоцветник. Согласно взглядам Р. Веттштейна, наиболее примитивные цветки покрытосеменных мелкие, однополые, с невзрачным околоцветником или без него, опыляемые ветром. Таковы цветки березы, дуба, ольхи.

В настоящее время эта теория имеет лишь историческую ценность. Доказательств возможности объединения стробилов нет. Кроме того, простота строения цветка, как и любого другого органа, не всегда связана с примитивностью, она может быть и следствием упрощения строения, происходящего в процессе эволюции, в данном случае, в связи с приспособлением к ветроопылению.

Согласно псевдантовой теории, о возможной вторичности однополовости стробилов гнетовых, как предполагаемых исходных репродуктивных структур для образования цветков, свидетельствуют нередко появляющиеся в мужских стробилах вельвичии рудименты мегаспорофиллов. Да и в однополых цветках покрытосеменных могут быть рудименты тычинок и плодолистиков. Полагают, что эти факты могут служить подтверждением первичности обоеполых цветков по сравнению с однополыми.

Для выяснения природы цветка большое значение имели находки древнейших голосеменных — *беннеттитов*, которые были широко распространены в юрском и меловом периодах мезозойской эры. От других голосеменных беннеттиты отличались наличием крупных *обоеполых стробилов* своеобразного строения: снаружи стробил был окружен спирально расположенными бурыми верхушечными листьями, над ними на конусовидно

вытянутой мясистой оси находились мутовки микроспорофиллов с сорусами микроспорангиев; верхнюю часть стробила составляли многочисленные мегаспорофиллы в виде стерженьков, заканчивающихся семязачатками. Мегаспорофиллы чередовались со стерильными чешуйками, расширенные верхушки которых прикрывали семязачатки (рис. 225).

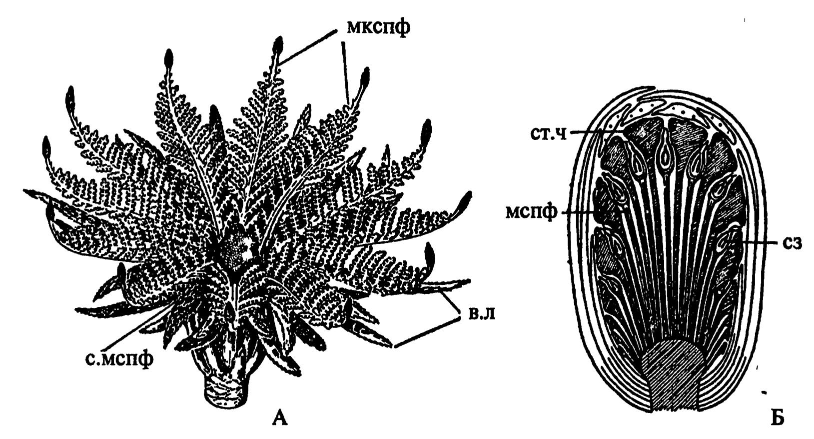


Рис. 225. Обоеполый стробил беннеттитов: А — внешний вид; Б — внутренняя часть стробила.
Обозначения: в.л — верхушечные листья, мспф — мегаспорофилл, мкспф — микроспорофиллы, сз — семязачаток, с.мспф — собрание мегаспорофиллов, ст.ч — стерильная чешуя

По плану строения такой стробил отдаленно напоминает цветок некоторых покрытосеменных, например, магнолии, на сильно вытянутом цветоложе которого расположены в очередной последовательности многочисленные листочки околоцветника, тычинки и свободные плодолистики.

Это чисто внешнее сходство репродуктивных структур двух совершенно разных растений легло в основу *стробильной*, или *эвантовой теории цветка*, сформулированной Н. Арбером и Дж. Паркиным (1907), рассматривавшими цветок как одну из модификаций стробила — антостробил (от греч. anthos — цветок).

Сравнительно-морфологический анализ цветков многих растений, особенности их развития подтверждают взгляды на цветок как неразветвленный побег, в котором реализована структурная модель обоеполых стробилов древнейших голосеменных. Однако известные нам стробилы беннеттитов не могли быть непосредственными прототипами цветков. У этих растений не было завязей, защита семязачатков достигалась расположенными вокруг них стерильными чешуйками. Невероятно, чтобы палочковидные мегаспорофиллы беннеттитов могли дать начало листовидным плодолистикам

покрытосеменных. Микроспорофиллы в стробилах беннеттитов были перистыми, напоминавшими листья папоротников, в основании они срастались, микроспорангии были собраны в сорусы.

Возможно, что цветок и стробил беннеттитов развились параллельно из репродуктивных структур каких-то гипотетических предков, вероятнее всего — семенных папоротников.

Происхождение тычинок и плодолистиков эвантовая теория, пользующаяся наибольшей популярностью среди ботаников, связывает с более или менее листовидными дорзивентральными микро- и мегаспорофиллами. Листочки околоцветника могли возникнуть из тычинок и/или вегетативных верхушечных листьев.

С эвантовой теорией согласуется большое разнообразие вариантов строения обоеполых цветков, характеризующихся довольно крупными размерами, наличием ярких околоцветников, опыляемых животными.

Сторонники *теломной* теории, одним из основателей которой был В. Циммерман (1930), опираясь на особенности строения древнейших представителей наземной флоры, тела которых состояли из осевых органов — теломов, —считают, что цветок нельзя гомологизировать с листостебельным побегом. *Цветок — репродуктивный побег* особого типа, эволюционное развитие которого происходило параллельно развитию вегетативного побега. Следовательно, спорофиллы — не видоизмененные листья. Последние возникли из стерильных теломов вследствие их кладодификации, а спорофиллы образовались из фертильных теломов, заканчивающихся спорангиями. Они дали начало тычинкам, состоящим из 4 сросшихся теломов, спорангии которых также срастались, образовав пыльник — синангий из 4 микроспорангиев. Аналогично тычинкам, но более сложным путем возникли плодолистики с семязачатками. Таким образом, микро- и мегаспорофиллы, согласно теломной теории, имеют не листовое, а осевое происхождение.

Теломная теория в большой степени умозрительна, фактов, подтверждающих ее основные положения, явно недостаточно, однако, определение цветка как специализированного репродуктивного побега в настоящее время закрепилось в литературе.

По мнению В. Н. Тихомирова (1986), поразительное разнообразие цветков делает принципиально невозможными попытки свести их к одной исходной модели. Реально можно констатировать только наличие морфогенетических рядов от цветков одной исходной структуры к производным типам в пределах четко выраженных филогенетических направлений в границах одного семейства или группы близко родственных семейств. Снять непреодолимые трудности в решении проблемы происхождения цветка можно, признав, что цветки первичных покрытосеменных не были похожи на цветки ныне живущих представителей этого отдела. Принимая во внимание полиморфизм цветков, он допускает, что цветки современных покрытосеменных сформировались разными путями в процессе эволюционной дифференциации

репродуктивных структур, присущих общей для всех покрытосеменных растений гипотетической анцестральной (от лат. ancestralis — предковый, древний) группы. Следовательно, у современных растений нельзя выявить наиболее примитивные или наиболее эволюционно продвинутые цветки. «Как стробильная теория происхождения цветка, так и псевдантовые концепции в их многочисленных вариантах содержат ценные идеи, важные для истолкования эволюционных преобразований цветка в конкретных филогенетических рядах, но не позволяют реконструировать начальные этапы эволюции этой сложной структуры, представляющей собой, как правило, целую систему органов» (с. 33).

3. Расположение цветков на растении

Цветки развиваются из апикальных меристем верхушечных или пазушных почек. Некоторые растения имеют только один цветок. Он может быть *верхушечным*, или терминальным, если находится на конце главной оси, и *пазушным*, если расположен в пазухе кроющего листа (*брактеи*).

Цветок имеет *цветоножку* стеблевого происхождения. На ней могут быть мелкие листочки — *прицветники*. У двудольных растений обычно 2 прицветника, у однодольных — один. Нередко прицветником называют *кроющий лист*, в этом случае листочки на цветоножке именуют *прицветничками*. Кроющие листья и прицветники могут редуцироваться, как и цветоножка. В последнем случае цветки называют сидячими.

У большинства растений цветки собраны в *соцветия*. Обычно соцветием называют видоизмененную систему побегов с цветоносными верхушками, более или менее обособленную от вегетативной части растения.

Число цветков в соцветии сильно варьирует — от 1–3 у гороха до нескольких десятков тысяч у агавы, некоторых видов пальм. У ротанговой пальмы из рода каламус длина соцветия достигает 12 м.

Соцветия чрезвычайно разнообразны морфологически, поэтому возникает необходимость их классификации. В качестве классификационных используют топографические признаки, характер прицветных листьев, типы ветвления цветоносных осей, степень их разветвленности, последовательность распускания цветков и другие.

По расположению на растении соцветия могут быть терминальными, или верхушечными, пазушными и интеркалярными. *Терминальные* соцветия находятся на верхушках главных побегов, *пазушные* — на концах обычно укороченных боковых побегов. *Интеркалярные* соцветия состоят из чередующихся стерильных (вегетативных) и фертильных (цветоносных) участков. Такие соцветия встречаются у представителей семейства миртовых, в частности, у бумажного дерева. К этому типу нередко относят и соцветия, возникающие на междоузлиях из придаточных или пазушных

почек, которые продолжительное время были спящими. При прорастании эти почки практически не образуют вегетативных побегов, а формируют соцветия, расположенные непосредственно на стволе или крупных ветвях растения. Это явление, называемое *каулифлорией*, характерно, главным образом, для растений тропических лесов. Встречается она у какао, багряника.

По степени олиственности, связанной с особенностями прицветных листьев, выделяют 3 группы соцветий: *фрондозные*, имеющие хорошо развитые довольно крупные кроющие листья, иногда ярко окрашенные, как у Иван-да-Марьи, некоторых тропических видов молочая; *брактеозные*, с прицветными листьями в виде мелких буроватых чешуй, как у ландыша; *голые*, без прицветных листьев, как у большинства крестоцветных.

Согласно наиболее детальной и общепризнанной классификации, основанной на совокупности признаков, соцветия разделены на 2 типа: *цимозные* (от лат. cyma — полузонтик), или *верхоцветные*, и *рацемозные* (от лат. racemos — гроздь), или *бокоцветные*, называемые также *ботрическими* (от греч. bothrys — кисть).

Цимозные соцветия характеризуются симподиальным ветвлением. Верхушечный рост главной оси заканчивается образованием первого цветка, остальные цветки развиваются позднее, в базипетальной последовательности. В связи с ранним прекращением деятельности апикальных меристем, число цветков в цимозных соцветиях ограничено, поэтому их называют определенными.

Рацемозные соцветия отличаются от цимозных моноподиальным ветвлением. Первым закладывается и распускается самый нижний цветок, остальные развиваются в акропетальной последовательности, их число теоретически неограничено в связи с продолжительным периодом деятельности апикальных меристем. Эти соцветия называют неопределенными.

Если расположение цветков в обоих типах соцветий спроецировать на плоскость, обратив внимание на порядок их распускания, то окажется, что в цимозных соцветиях он центробежный, а в рацемозных — центростремительный.

Морфологически оба типа соцветий четко различаются по наличию или отсутствию цветка, заканчивающего главную ось. В первом случае соцветия называют открытыми, во втором — закрытыми.

Таким образом, каждый тип соцветий характеризуется несколькими признаками.

Цимозные соцветия: симподиальные, закрытые, определенные, базипетальные, центробежные.

Рацемозные соцветия: моноподиальные, открытые, неопределенные, акропетальные, центростремительные.

Однако не всегда удается разграничить цимозные и рацемозные соцветия, так как встречаются промежуточные варианты их строения, сочетаю-

щие признаки обоих типов. Например, рацемозные соцветия колокольчика, грушанки часто заканчиваются верхушечным цветком, то есть оказываются закрытыми.

Соцветия, обладающие признаками, свойственными цимозному или рацемозному типам, внешне настолько разнообразны, что в свою очередь требуют классификаций, основанных на разных принципах.

Вопрос об исходном типе расположения цветков дискуссионен. Одни исследователи полагают, что первичны одиночные цветки, а соцветия возникли вследствие их агрегации. Этот взгляд подтверждается тем, что ряд растений, обладающих комплексом примитивных признаков в строении цветка, как некоторые виды магнолии, имеют одиночные цветки. Другие, более многочисленные исследователи придерживаются мнения о первичности соцветий на том основании, что большинство древних растений, особенно древесных, имеют многоцветковые соцветия, а одиночное расположение цветков вторично. В пользу этого свидетельствуют результаты сравнительного изучения цветорасположения в близкородственных группах растений, показывающие, что одиночные цветки образуются вследствие редукции остальных цветков соцветия. При этом возникновение одиночного верхушечного цветка легче всего связать с редукцией терминального цимозного соцветия, а одиночного пазушного — с редукцией пазушного соцветия, как у ломоноса, некоторых губоцветных.

Учитывая отсутствие единого мнения о первичном типе цветорасположения, составить схему реальных взаимоотношений между разными типами соцветий практически невозможно. Поэтому все существующие в настоящее время схемы гипотетичны. Они основаны на логических построениях, показывающих возможность преобразования одного типа соцветия в другой, которое сопровождалось либо редукцией боковых осей и цветков, либо, наоборот, усложнением ветвления и образованием сложных соцветий. По-видимому, следует ограничиться составлением морфологических рядов цимозных и ботрических соцветий, которые можно рассматривать и как нисходящие, от многоцветковых к малоцветковым соцветиям, и наоборот, как восходящие от малоцветковых к многоцветковым.

В приведенной на рис. 226 схеме за исходный тип принят *плейохазий* — цимозное соцветие с небольшим числом одноцветковых боковых осей, расположенных в очередной последовательности. Длина боковых осей тем больше, чем дальше от терминального, или верхушечного, цветка они находятся. Редукция нижних боковых осей до двух привела к образованию трехцветкового *дихазия*, а редукция всех боковых осей — к сохранению одиночного терминального цветка. У представителей некоторых семейств, имеющих верхушечные цветки, в пазухах листьев главного побега нередко закладываются зачатки бутонов, но они вскоре отмирают.

Влево от плейохазия расположен ряд цимозных соцветий, с супротивными боковыми осями. У *тирса* трехцветковые боковые оси находятся

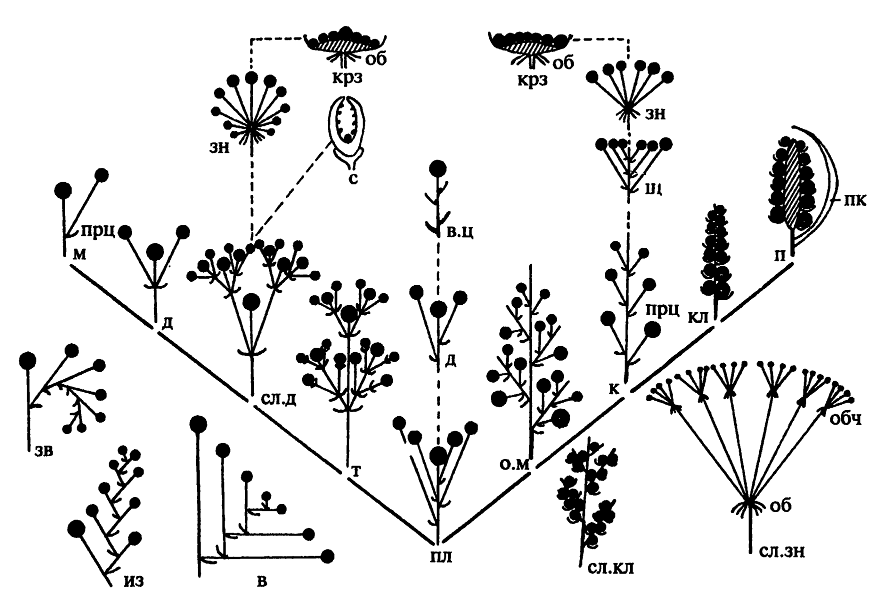


Рис. 226. Схема возможных взаимоотношений между разными типами соцветий. *Обозначения*: в — веер (опахало), в.ц — верхушечный цветок, д — дихазий, зв — завиток, зн — зонтик, из — извилина, к – кисть, кл — колос, крз — корзинка, м — монохазий, о.м — открытая метелка, п — початок, пл — плейохазий, с – сиконий, сл.д — сложный дихазий, сл.зн — сложный зонтик, сл.кл — часть сложного колоса, т — тирс, щ — щиток; пк — покрывало, прц — прицветники, об — обертка, обч — оберточка

непосредственно под терминальным цветком главной оси, а значительно ниже его — оси с большим числом цветков, впоследствии редуцировавшиеся. Из тирса могло образоваться дихазиальное соцветие, несущее в сильно разветвленной верхней части трехцветковые закрытые *полузонтики* (cyma). Такие соцветия свойственны гвоздичным. Вследствие агрегации многочисленных полузонтиков, сопровождающейся эволюционным укорочением, редукцией, а в некоторых случаях и срастанием боковых осей, возникли *зонтик* и плотное блюдцевидно-головчатое соцветие — *корзинки*. Цимозный зонтик характерн для гвоздики бородатой, цимозная корзинка, окруженная снизу листочками обертки, — для короставника. В соцветии инжира, называемом *сиконием*, срослись все оси сложного дихазиального соцветия, образовав грушевидное мясистое тело, внутри которого развиваются цветки. На верхушке сикония находится отверстие.

Малоцветковые цимозные соцветия — трехцветковый *дихазий* с супротивными боковыми осями, встречающийся у бересклета, диервиллы, и двухцветковый *монохазий* с единственной боковой осью, характерной для болотной герани, возникли вследствие редукции боковых осей сложного

дихазиального соцветия. Объединение нескольких монохазиев (нижняя левая часть схемы) привело к образованию *завитка*, или *улитки*, и *извилины*. Они различаются конфигурацией общей оси, углами отхождения боковых осей и другими признаками. В завитке все цветки обращены в одну сторону, так что общая ось соцветия улиткообразно закручена. Завитки характерны для паслена, росянки. Очень похож на завиток *серп*, свойственный некоторым представителям семейств ситниковых и марантовых, однако у него прицветники расположены не с внутренней стороны спирально изогнутой симподиальной оси, а с наружной. В извилине боковые оси отходят с двух сторон от общей зигзагообразной оси соцветия. Такое соцветие имеет красоднев, или лилейник, а также некоторые бурачниковые. Если в извилине боковые оси расположены под прямыми углами одна по отношению к другой, возникает *веер*, или опахало, свойственное некоторым пальмам.

Ботрические соцветия (правая верхняя часть схемы) также возникли из малоцветкового цимозного соцветия, непосредственным производным которого можно считать открытую *метелку* с большим числом многоцветковых боковых осей, расположенных в очередной последовательности на главной оси. Редукция числа цветков на боковых осях до одного привела к образованию *кисти*, характерной для черемухи, белой акации. Укорочение главной оси и изменение длины цветоножек, так что все цветки располагаются более или менее в одной плоскости, — отличительные признаки *щитка*. Это соцветие встречается у калины, боярышника, некоторых других розоцветных, в том числе у садовой груши, в щитке которой, однако, часто развивается терминальный цветок. Еще большее укорочение главной оси и расположение цветков с равновеликими цветоножками пучком, типично для *простого зонтика*, как у примулы, астранции. Срастание осей и образование уплощенного блюдцевидного ложа соцветия характерно для *корзинки*, внешне похожей на цимозную корзинку, но отличающуюся от нее порядком распускания бутонов. Ботрическая корзинка — типичное соцветие сложноцветных. Она может состоять из одного типа цветков, как у одуванчика, цикория, лопуха, либо из двух, как у василька, нивяника, при этом краевые цветки служат для привлечения опылителей.

Из кисти вследствие утраты цветоножек возник *простой колос*, встречающийся у подорожника, а разрастание в толщину его главной оси привело к образованию *початка*, распространенного в семействе ароидных. Обычно початок окружен крупным, нередко ярко окрашенным кроющим листом (покрывалом).

В нижней правой части схемы показаны сложные ботрические соцветия. При объединении простых колосьев образуется *сложный колос* пшеницы, ржи, ячменя. Соцветие овса представляет собой метелку из колосков, а соцветие кукурузы — початок из колосков. У представителей семейства зонтичных — соцветие *сложный зонтик*, в котором от укороченной на верхушке

главной оси отходят боковые оси, заканчивающиеся простыми зонтиками (*зонтичками*). Кроющие листья их цветков составляют *оберточку*, а кроющие листья всего сложного зонтика — *обертку*.

Изображенная на рис. 226 схема взаимоотношений между соцветиями показывает, что основные направления преобразований цимозных и ботрических соцветий не совпадают. В цимозных соцветиях преобладает редукция боковых осей, приведшая к образованию двухцветкового монохазия. Во второй группе соцветий можно выделить 2 основных направления. Одно из них (кисть — колос — початок) характеризуется редукцией цветоножек и образованием сидячих цветков, а другое — (кисть — щиток — зонтик) — укорочением главной оси. Общее между цимозными и ботрическими соцветиями — возможность образования внешне похожих соцветий (зонтик, корзинка), которые оказываются аналогичными.

С морфогенетической точки зрения вопрос о первичности или вторичности того или иного типа цветорасположения безусловно важен для выяснения путей структурной эволюции растений, и этот вопрос еще ждет окончательного решения. Однако особенности цветорасположения необходимо, прежде всего, обсуждать с биологической точки зрения.

Главное преимущество соцветий по сравнению с одиночными цветками состоит не столько в увеличении общего числа цветков, сколько в последовательности их развития и распускания. Любое повреждение одиночного цветка или отсутствие возможности его опыления приводит к бесплодности всего растения или его побегов. При наличии соцветий этот риск сведен к минимуму благодаря более продолжительному общему периоду цветения по сравнению с кратковременным цветением отдельного цветка.

Приведенными примерами не исчерпывается все многообразие соцветий, тем более, что не всегда сложные соцветия возникают только из рацемозных или только из цимозных соцветий. Поэтому наряду с однородными встречаются и неоднородные соцветия, в которых сочетаются цимозные и рацемозные соцветия.

Некоторые соцветия со скученными цветками внешне напоминают отдельные крупные цветки, и лишь внимательный морфологический анализ позволяет выяснить их истинную природу. Таковы корзинки, головки, зонтики, соцветия молочая (*циации*). Привлекательность этих соцветий, называемых *антодиями*, часто обусловлена наличием ярко окрашенных прицветников и кроющих листьев, как у бессмертника.

В некоторых случаях цветоносная часть растения представляет собой целую систему соцветий (рис. 227). На верхушке такого растения находится главное соцветие, под ним — пазушные соцветия, называемые *паракладиями*. В главной и боковых осях таких растений различают нижнюю, вегетативную зону, зону торможения, отделяющую ее от цветоносной части, и зону обогащения, в которой развиваются паракладии. Морфологически главное соцветие и паракладии могут быть одинаковыми и разными.

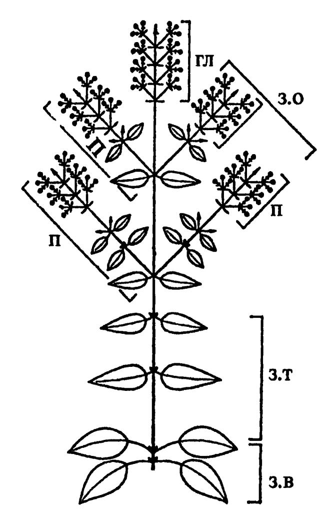


Рис. 227. Объединенное соцветие на ветвящемся побеге возобновления травянистого многолетника. *Обозначения*: гл — главное соцветие, з.в — зона возобновления, з.о — зона обогащения, з.т — зона торможения, п — паракладии

Соцветия могут срастаться с другими частями растения. Чаще всего они срастаются с кроющими листьями, как у липы, некоторых представителей семейства ароидных, имеющих початки.

Реже срастаются между собой цветки. Разная степень их срастания в двухцветковых соцветиях характерна для жимолости. Все части соцветия, приобретающие мясистую консистенцию, в том числе цветки, срастаются у ананаса, монстеры, шелковицы, образуя после цветения мощные соплодия.

У некоторых растений главная ось соцветия не отмирает после цветения и плодообразования, а живет несколько лет, ежегодно, а иногда и чаще, как у воскового плюща, образуя соцветия.

4. Общие принципы развития и строения цветка

Обычно цветок имеет длинную или короткую цветоножку, заканчивающуюся *цветоложем* — осевой частью цветка, на которой располагаются листочки околоцветника, тычинки и плодолистики (рис. 228).

Различают 2 типа околоцветника: *простой*, состоящий из одинаковых листочков, и *двойной*, дифференцированный на *чашечку*, элементы которой называют чашелистиками, и *венчик*, элементы которого именуют лепестками. Совокупность тычинок называют *андроцеем* (от греч. andros — мужчина и oikia — дом), а совокупность плодолистиков — *гинецеем* (от греч. gynaikeios — женщина).

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Плодолистики образуют в цветке один, несколько или многочисленные *пестики*, в каждом

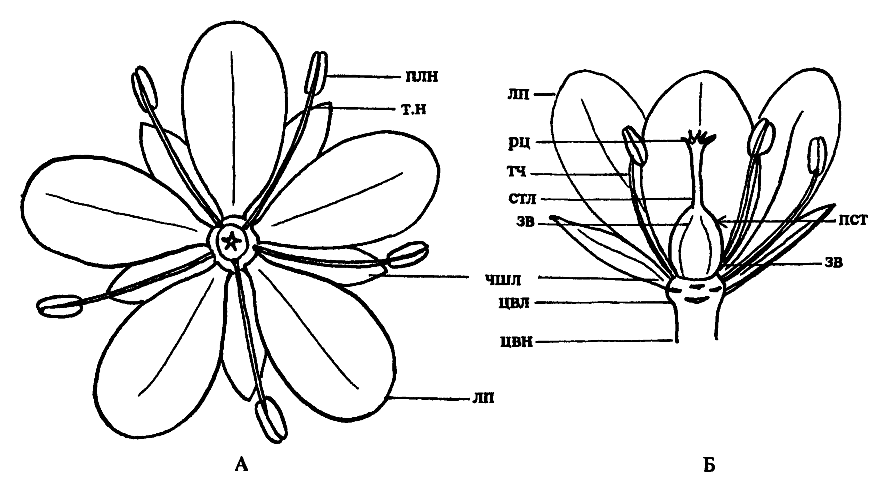


Рис. 228. Схема строения цветка в плане (А) и в разрезе (Б).
Обозначения: зв — завязь, лп — лепестки, плн — пыльник, пст — пестик, рц — рыльце, стл — столбик, т.н — тычиночная нить, тч — тычинка, цвл — цветоложе, цвн — цветоножка, чшл — чашелистики

из которых различают *завязь* с семязачатками внутри, *стилодий* — оттянутую верхушку плодолистика — и находящееся на нем *рыльце*. Сросшиеся стилодии нескольких плодолистиков называют *столбиком*.

Цветоложе может быть сильно вытянутым, как у магнолии, мышехвостника, конусовидным, как у малины, выпуклым, но укороченным, как у лютика, вогнутым, плоским и слабо выраженным. Между характером цветоложа, общим числом элементов цветка и их расположением на цветоложе существует определенная связь.

Если цветоложе длинное, а элементы цветка многочисленные, то обычно они расположены на цветоложе по спирали. Такой цветок называют *спиральным*, или *ациклическим*. Он характерен для магнолии, калужницы.

Укорочение цветоложа, уменьшение и строгая фиксация числа членов цветка коррелирует с их расположением мутовками, или кругами. Такой цветок называют *круговым*, или *циклическим*. Чаще всего в нем бывает 4 или 5 кругов: 2 круга листочков околоцветника, 1 или 2 круга тычинок, самый внутренний круг составляют плодолистики. Круги могут быть 2-, 3-, 4- и 5-членными (майник двулистный, ландыш, вороний глаз, примула, соответственно). В типичных круговых цветках элементы каждого внутреннего круга чередуются с элементами наружного (по отношению к ним) круга. Таким образом, в круговых цветках соблюдается правило чередования кругов (рис. 228).

В цветке могут сочетаться оба типа расположения элементов: мутовчатое и спиральное. Такой цветок называют *полукруговым*, или *гемициклическим*

(от греч. hemi — наполовину и kyklos — круг). У лютика, например, околоцветник 2-круговой, а тычинки и плодолистики расположены по спирали. У земляники, лапчатки по спирали располагаются только плодолистики.

Цветок или цветки развиваются из цветочных почек. Внешне цветочные и вегетативные почки довольно похожи, однако они могут различаться формой, размерами, числом и строением кроющих чешуй. У одних растений цветочные почки полностью сформированы уже осенью, как у копытня, у других заложение в них цветков происходит в течение зимы или позднее. У однолетних растений формирование цветочных почек, естественно, происходит в период вегетации. Все элементы цветка развиваются из апикальной меристемы цветочной почки — конуса нарастания, в котором можно различить тунику и корпус. Заложение элементов цветка сходно с заложением вегетативных листьев. В качестве инициальных клеток каждого элемента обычно выступают клетки второго слоя туники, которые, делясь периклинально, образуют бугорок. Клетки поверхностного слоя туники всегда делятся антиклинально, их производные впоследствии дифференцируются в эпидерму. В заложении тычинок и плодолистиков нередко участвуют клетки корпуса. Заложение элементов цветка происходит центростремительно: сначала закладываются чашелистики, затем лепестки, тычинки, а из оставшейся меристемы развиваются плодолистики.

Листовидные элементы (листочки простого околоцветника, чашелистики, лепестки), как и вегетативные листья, проходят в своем развитии стадии кратковременного верхушечного и более продолжительного интеркалярного роста. Развитие самой пластинки осуществляется деятельностью краевой меристемы. В процессе развития заложившиеся элементы цветка остаются свободными, либо в той или иной степени срастаются между собой. При этом срастание возможно не только между одноименными элементами, то есть чашелистиками, лепестками, тычинками, плодолистиками, но и разноименными. Так, у розоцветных, кипрейных (например, у ослинника, Иван-чая) чашелистики, лепестки и тычинки срастаются основаниями, образуя цветочную трубку — *гипантий*. Он может быть плоским, блюдцевидным, как у гравилата, чашевидным или бокаловидным, как у шиповника.

Цветок, самую верхнюю часть которого составляют пестик или пестики, не срастающиеся с другими частями цветка, называют *подпестичным* (рис. 229 А). В таком цветке листочки околоцветника и тычинки всегда прикреплены к цветоложу ниже завязи, как у тюльпана. В *околопестичном* цветке пестик или тычинки находятся на дне более или менее вогнутого гипантия, не срастаясь с ним (рис. 229 Б, В). В обоих типах цветков *завязь* называют *верхней* или свободной.

У некоторых растений *завязь нижняя*. В одних случаях ее образование связано с инвагинацией цветоложа (рис. 229 Г), в которое она опускается, как у кактуса, в других — срастанием завязи с гипантием (рис. 229 Д), как у яблони. Цветки с нижней завязью называют *надпестичными*, так как

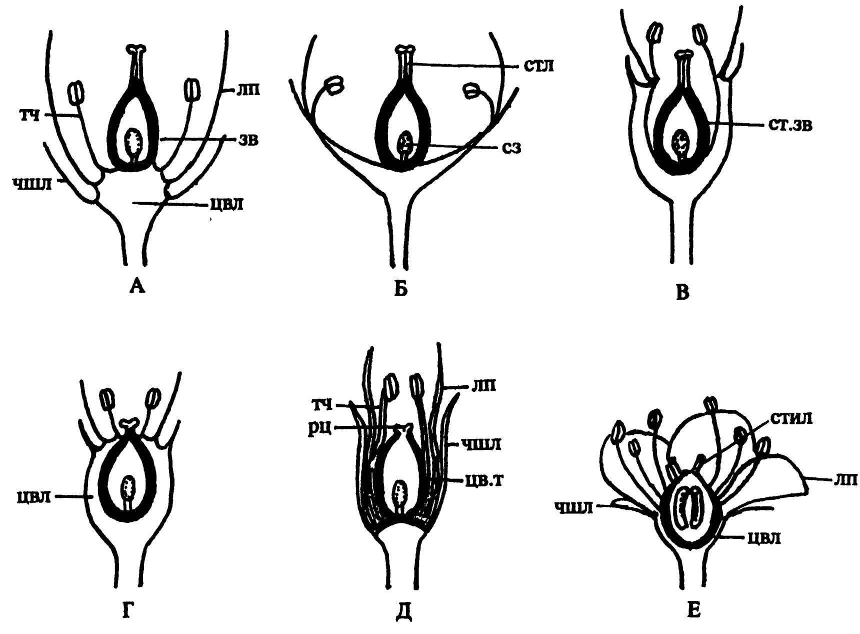


Рис. 229. Положение завязи в цветке: А — завязь верхняя, цветок подпестичный; Б–В — завязи верхние, цветки околопестичные; Г — завязь нижняя, цветок надпестичный; Д — завязь нижняя, сросшаяся с цветочной трубкой, цветок надпестичный; Е — завязь полунижняя, цветок полунадпестичный.
Обозначения: зв — завязь, лп — лепесток, рц — рыльце, сз — семязачаток, ст.зв — стенка завязи, стил — стилодий, стл — столбик, тч — тычинка, цвл — цветоложе, цв.т — цветочная трубка, чшл — чашелистик

листочки околоцветника и тычинки находятся непосредственно на уровне верхушки завязи. Встречаются и цветки с *полунижней завязью* (рис. 229 Е), верхняя часть которой свободна, как у зонтичных.

Диаграммы и формулы цветков

Принципы строения цветков наглядно демонстрируют диаграммы и формулы.

Диаграмма представляет собой схему строения цветка, точнее, бутона, и его положение на растении.

При составлении диаграммы мысленно проводят плоскость через главную ось растения, цветок и кроющий лист. Диаграмма пазушного цветка состоит из 3 частей: поперечного сечения главной оси (стебля) в виде кружочка сверху, плана строения цветка и расположенного под ним поперечного сечения кроющего листа в виде фигурной скобки. В диаграмме верхушечного цветка ось и кроющий лист не отмечают.

Схема строения цветка должна отображать его симметрию, число элементов и их расположение, наличие срастания. Цветок называют правильным, или *актиноморфным*, если через него можно провести несколько плоскостей симметрии, каждая из которых делит его на 2 равные части. Таковы цветки герани, яблони, незабудки. *Зигоморфный* цветок имеет лишь одну плоскость симметрии, как у фиалки, львиного зева, гороха и других растений (рис. 230 В). *Асимметричны* цветки, через которые невозможно провести ни одной плоскости симметрии, как у валерианы, канны.

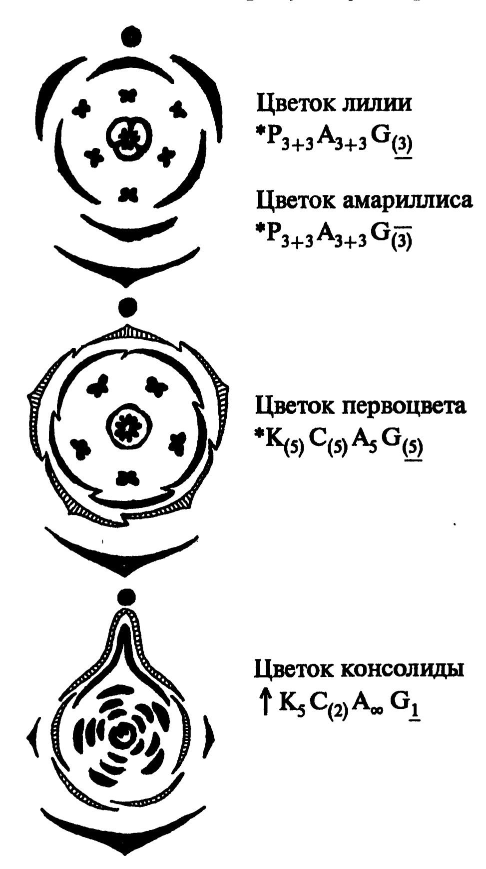


Рис. 230. Диаграммы и формулы цветков

Однако не все части цветка имеют одинаковую симметрию. У гороха, например, чашечка правильная, а венчик зигоморфный. У крестоцветных чашечка и околоцветник правильные, а андроцей имеет билатеральную симметрию.

Во всех подобных случаях общую симметрию цветка обычно определяют по венчику.

Составляя схему строения цветка, необходимо точно отразить характер расположения его членов, особенно в циклическом цветке, не забывая о правиле чередования кругов, о котором речь уже была, и правиле кратных отношений, состоящем в том, что число членов в каждом круге одинаково или кратно какому-то числу (рис. 230 А). Вследствие редукции некоторых членов это правило не всегда соблюдается.

Встречаются и другие исключения из этих правил. Так, у герани, гвоздики с двухкруговым андроцеем тычинки наружного круга не чередуются с лепестками, а противостоят им, чередуясь с чашелистиками. Это явление называют *обдиплостемонией*, в отличие от *диплостемонии*, когда тычинки наружного круга чередуются с лепестками.

Обдиплостемония может быть следствием наследственно закрепленных нарушений формирования цветка, при котором происходит смещение тычинок, либо она связана с эволюционной редукцией наружного круга тычинок, и сохранившиеся тычинки внутреннего круга оказываются супротивными лепесткам, как у примулы (рис. 230 Б).

Чашелистики на диаграммах принято изображать килеватыми скобками, а лепестки, как и листочки простого околоцветника, — округлыми. Тычинки и пестики показывают в виде поперечных сечений пыльников и завязей, в которых отмечают расположение семязачатков.

Соединение частей цветка короткими линиями означает их срастание.

Формула — краткое описание строения цветка с использованием буквенных и цифровых обозначений. Она дополняет диаграмму, так как показывает также положение завязи в цветке, а в ряде случаев отражает происхождение некоторых элементов вследствие расщепления их зачатков.

Для обозначения частей цветка используют начальные буквы их латинских названий:

P — perigonium — простой околоцветник;
K — calyx — чашечка;
C — corolla — венчик;
A — androceum — андроцей;
G — gynaeceum — гинецей.

Симметрию обозначают значками:

* — цветок правильный, актиноморфный;

↑; ·|· — цветок моносимметричный, зигоморфный;

цифры соответствуют числу элементов, если их очень много, то используют знак ∞;

+ — показывает, что однородные элементы расположены в 2 и более кругах;

запятыми при необходимости отделяют элементы одного круга, какими-то признаками отличающиеся от других;

× — означает, что элементы возникли вследствие расщепления;

() — скобками показывают срастание элементов одного круга;

$\underline{2}$, $\overline{2}$ — черта под цифрой, соответствующей числу плодолистиков, означает верхнюю завязь, а над цифрой — нижнюю.

Формулы пишут в определенном порядке, от наружных членов к внутренним.

Примеры формул:

* $K_{\infty}C_{(5)}A_5G_{(\overline{2})}$ — лопух;
* $K_5C_5A_{\infty}G_{\underline{\infty}}$ — лютик;
* $K_{(5)}C_5A_{5+5}G_{(\underline{2})}$ — гвоздика;
* $K_{2+2}C_{2\times 2}A_{2+2\times 2}G_{(\underline{2})}$ — сурепка;

↑ $P_{3+3}A_1G_{(\overline{3})}$ — ятрышник;

↑ $K_{(5)}C_{(2,3)}A_4G_{(\underline{2})}$ — яснотка;

↑ $K_{(5)}C_{1,2,(2)}A_{(5+4),1}G_{\underline{1}}$ — горох.

Глава 17

Морфологическое разнообразие цветков

1. Околоцветник

Как уже было сказано в предыдущей главе, околоцветником называют совокупность листовидных или иных по форме элементов, расположенных вокруг спорофиллов. В зависимости от особенностей его строения различают несколько типов цветков (рис. 231).

Ахламидные цветки не имеют околоцветника, их называют голыми. Такие цветки свойственны иве, ясеню (рис. 231 А).

Гаплохламидные цветки характеризуются простым околоцветником, элементы которого могут быть расположены в один круг, как у мари, калужницы (рис. 231 Б).

Диплохламидные цветки с двухкруговым околоцветником. Они бывают 2 типов: *гомохламидные* цветки с простыми околоцветниками, состоящими из одинаковых элементов в виде листочков, чешуек, щетинок и т. д. (рис. 231 В), характерны для однодольных растений: тюльпана, ожики, камыша; *гетерохламидные* цветки с двойными околоцветниками (рис. 231 Г, Д), дифференцированными на чашечку и венчик, свойственны двудольным и некоторым однодольным (частуха). Чашелистики и лепестки могут редуцироваться. В первом случае цветки называют *апосепальными* (от греч. apo — без, и лат. sepalum — чашелистик) (грыжник, некоторые сложноцветные) (рис. 231 Ж), во втором — *апопетальными* (от греч. petalum — лепесток) (манжетка, цветки которой имеют 4 чашелистика, чередующиеся с 4 прилистниками этих чашелистиков) (рис. 231 Е).

В *апохламидных* цветках редуцирован весь околоцветник, внешне они сходны с ахламидными цветками, отсутствие околоцветника в которых первично.

Простой околоцветник и чашечка могут быть свободно- или сростнолистными, а венчик — свободно- или сростнолепестным. Нередко их называют соответственно спайнолистными и спайнолепестными. Срастание элементов околоцветника возможно двумя путями.

В первом случае элементы каждого круга околоцветника закладываются на цветоложе отдельными бугорками, основания которых впоследствии

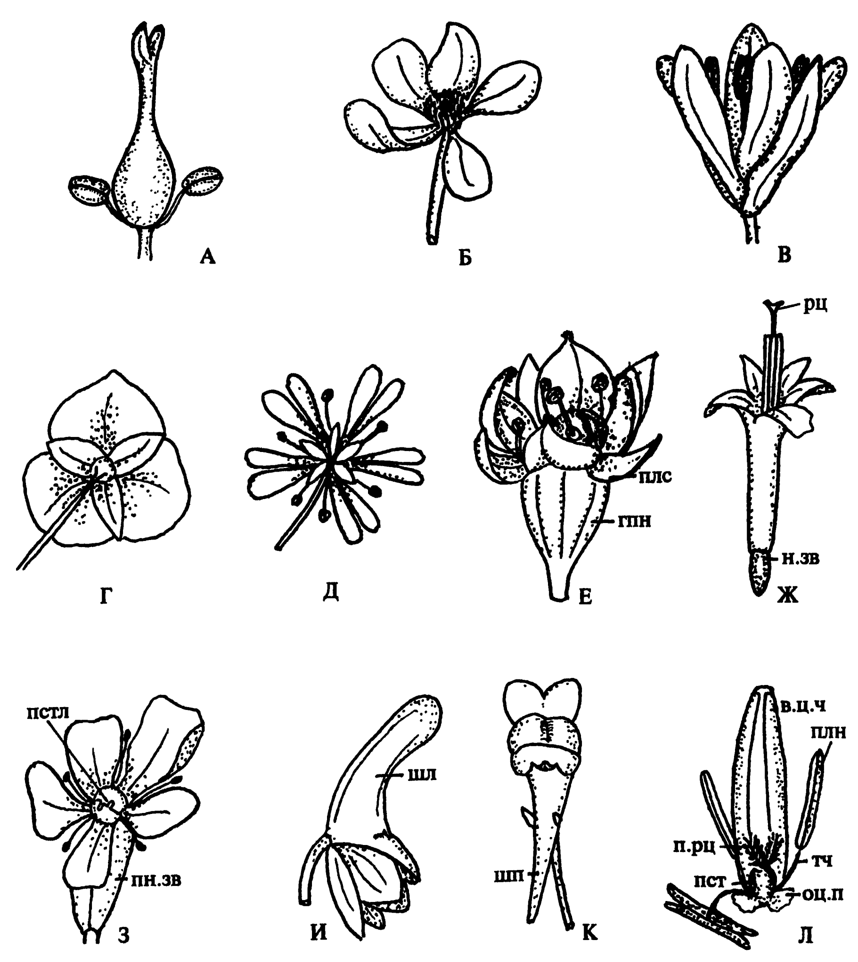


Рис. 231. Разнообразие цветков по характеру околоцветников: А — ахламидный (голый) обоеполый цветок ясеня; Б — гаплохламидный цветок калужницы; В — гомохламидный цветок гусиного лука; Г, Д — гетерохламидные цветки частухи (Г) и звездчатки; Е — апопетальный цветок манжетки; Ж — апосепальный цветок тысячелистника. Зигоморфные цветки: З — цветок купыря с нижней завязью; И – цветок борца с верхним чашелистиком в виде шлема; К — цветок льнянки со шпорцем; Л — цветок злака.

Обозначения: в.ц.ч — верхняя цветковая чешуя, гпн — гипантий, н.зв — нижняя завязь, оц.п — околоцветные пленки (лодикулы), плн — пыльник, плс — прилистники чашелистиков, попарно сросшиеся между собой, пн.зв — полунижняя завязь, п.рц — перистое рыльце, пст — пестик, пстл — подстолбие, рц — рыльце, тч — тычинка, шл — шлем, шп — шпорец

разрастаются в тангентальном направлении и соединяются между собой, образуя интеркалярно растущую трубку, заканчивающуюся зубцами или лопастями, соответствующими свободным (верхним) частям листочков околоцветника. Такой тип срастания отмечен при развитии сростнолистного околоцветника флокса.

Во втором случае элементы каждого круга околоцветника закладываются на цветоложе в виде общего кольцевого валика. Некоторое время он равномерно растет вверх, образуя трубку, рост которой затем сосредоточивается лишь в определенных местах, что приводит к формированию на ее верхушке свободных частей околоцветника. Таким способом развивается сростнолистный околоцветник тыквы.

Если элементы каждого круга околоцветника закладываются одновременно и развиваются согласованно, возникает правильный, или актиноморфный цветок. Если один или несколько элементов околоцветника развиваются быстрее и иначе, чем другие, возникают неправильные, или зигоморфные цветки. Зигоморфия часто связана с разными размерами листочков околоцветника или образованием некоторыми из них выростов в виде широкого шлема или удлиненного полого шпорца (рис. 231 З–К).

1.1. Простой околоцветник

Простой околоцветник, состоящий из ярких листочков, называют венчиковидным, а состоящий из невзрачных бурых, зеленоватых, обычно мелких элементов, — чашечковидным. Листочки венчиковидного околоцветника по внешнему виду и анатомически сходны с лепестками гетерохламидных цветков. Листочки простого околоцветника обычно располагаются мутовками.

Венчиковидный околоцветник может быть раздельнолистным, как у тюльпана, лилии, пролески, и сростнолистным, как у ландыша. При развитии его цветка на цветоложе закладываются два 3-членных круга бугорков, чередующихся между собой. В дальнейшем происходит не только тангентальное разрастание их оснований, но и радиальное срастание: каждый листочек околоцветника наружного круга срастается с 2 листочками внутреннего. У гиацинта листочки венчиковидного околоцветника срастаются на небольшом протяжении, образуя трубку, по длине равную свободным сегментам. Ярко окрашенные выросты листочков околоцветника нарцисса, срастаясь между собой, формируют *привенчик* в виде короткой или довольно длинной воронковидной трубки, возвышающейся над околоцветником и окружающей тычинки и пестик (у нарцисса поэтического привенчик очень короткий).

У большинства растений венчиковидные простые околоцветники актиноморфные. Зигоморфия выражена у шпажника, или гладиолуса, у представителей семейства орхидных.

Чашечковидные околоцветники также разнообразны. У ожики, ситника околоцветник состоит из 6 мелких пленчатых листочков, у камыша — из 6 двухкруговых щетинок, у пушицы — из многочисленных волосков, разрастающихся по мере развития плода.

Интересно строение цветка злаков. Одни исследователи считают его голым, ахламидным, другие полагают, что он имеет пленчатый околоцветник, наружный круг которого представлен *верхней цветковой чешуей*, возникшей вследствие срастания двух листочков, а внутренний круг составляют 2 цветковые пленки — *лодикулы*. Цветок плотно прикрыт снаружи прицветником — *нижней цветковой чешуей*, у некоторых растений она остистая. Набухая во время цветения, цветковые пленки раздвигают нижнюю и верхнюю цветковые чешуи, освобождая пространство для выхода наружу тычинок и рыльца пестика (рис. 231 Л).

1.2. Чашечка

Чашечка состоит из чашелистиков, обычно представляющих собой цельные сидячие листья с широкими основаниями, отходящими от цветоложа. У некоторых растений, например, у земляники, лапчатки, гравилата, манжетки чашелистики имеют по 2 прилистника, каждый из которых срастается с прилистником соседнего чашелистика. Так образуется *подчашие*, число листочков которого равно числу чашелистиков.

Чашелистики закладываются на цветоложе раньше лепестков, в ациклических цветках обычно не одновременно, а последовательно, обычно продолжая листовую спираль вегетативных листьев, что подтверждает их происхождение из верхних листьев побега, с которыми они сходны и анатомически.

Чашелистик имеет эпидерму с устьицами, гиподерму, состоящую из более или менее толстостенных клеток, однородный мезофилл, в клетках которого много хлоропластов; в нем развиты также механические ткани, проводящая система обычно представлена 3 разветвленными пучками.

У большинства растений чашелистики зеленые или буроватые, но иногда они ярко окрашены. Желтые широкояйцевидные чашелистики характерны для купальницы, лиловые — для живокости, борца, красные — для фуксии.

Чашечки могут быть свободно- и спайнолистными, актиноморфными и зигоморфными.

У бальзамина, имеющего свободнолистную 5-членную чашечку, хорошо развит лишь один чашелистик, два чашелистика маленькие, а два — недоразвиты. У борца верхний (непарный) чашелистик шлемовидный (рис. 231 И), у консолиды единственный чашелистик имеет крупный шпорец. В образовании шпорца у настурции участвует один из чашелистиков вместе с цветочной осью.

Зигоморфные спайнолистные чашечки свойственны представителям семейства губоцветных, у которых либо один из 5 ее зубцов значительно крупнее остальных (рис. 232 Д), либо чашечка двугубая, в которой свободные части двух сближенных и сросшихся между собой чашелистиков образуют нижнюю, а 3 также сросшихся чашелистика — верхнюю губу, у шлемника на ней развивается полый мешковидный вырост.

У многих растений чашелистики опадают после цветения, а у мака — при раскрывании бутона. Нередко они сохраняются при плодах в виде засохших листочков, как у яблони, груши; у физалиса они сильно разрастаются вокруг плода, приобретая ярко-оранжевый цвет, привлекающий животных, распространяющих плоды и семена. У тропического диптерокарпуса 2 чашелистика превращаются в крупные крыловидные выросты, у сложноцветных — в волосистые хохолки (рис. 232 Е) или крючковидные образования, способствующие распространению плодов.

1.3. Венчик

Русский ботаник Николай Иванович Кузнецов (1936) называл цветок чудом и красой современного растительного мира. Удивительная красота цветков связана прежде всего с наличием у них яркого венчика.

В процессе эволюции составляющие венчик лепестки произошли из тычинок, утративших пыльники. Тесная связь между лепестками и тычинками подтверждается тем, что проводящие пучки тычинки и лепестка представляют собой 2 веточки одного дихотомически разветвленного пучка цветоложа. С преобразованием тычинок в лепестки связано образование махровых цветков, как у гвоздики, розы, хотя в некоторых случаях махровость возникает вследствие расщепления лепестков в процессе их развития.

Классическим примером возможности превращения тычинок в лепестки служат цветки белой кувшинки. Однако выяснено, что наружные лепестки анатомически более сходны с чашелистиками. Поэтому нельзя исключить и возможность образования лепестков из чашелистиков хотя бы в некоторых направлениях эволюции цветковых растений. У лютиковых преобразование тычинок в лепестки связано не только с утратой ими способности к спорообразованию, но и с приобретением функции нектарников.

Лепестки закладываются на цветоложе позднее чашелистиков, в циклических и гемициклических цветках они располагаются мутовками. В отличие от чашелистиков, они имеют нежную консистенцию и рано опадают. У большинства растений лепесток состоит из эпидермы, немногослойного однородного мезофилла и единственного, дихотомически ветвящегося проводящего пучка. Иногда встречаются 1–2-слойные лепестки, как у некоторых видов василька, в этом случае в них не развивается мезофилл.

Бархатистость лепестков многих растений объясняется образованием их эпидермальными клетками сосочков, или папилл. Цвет обусловлен либо

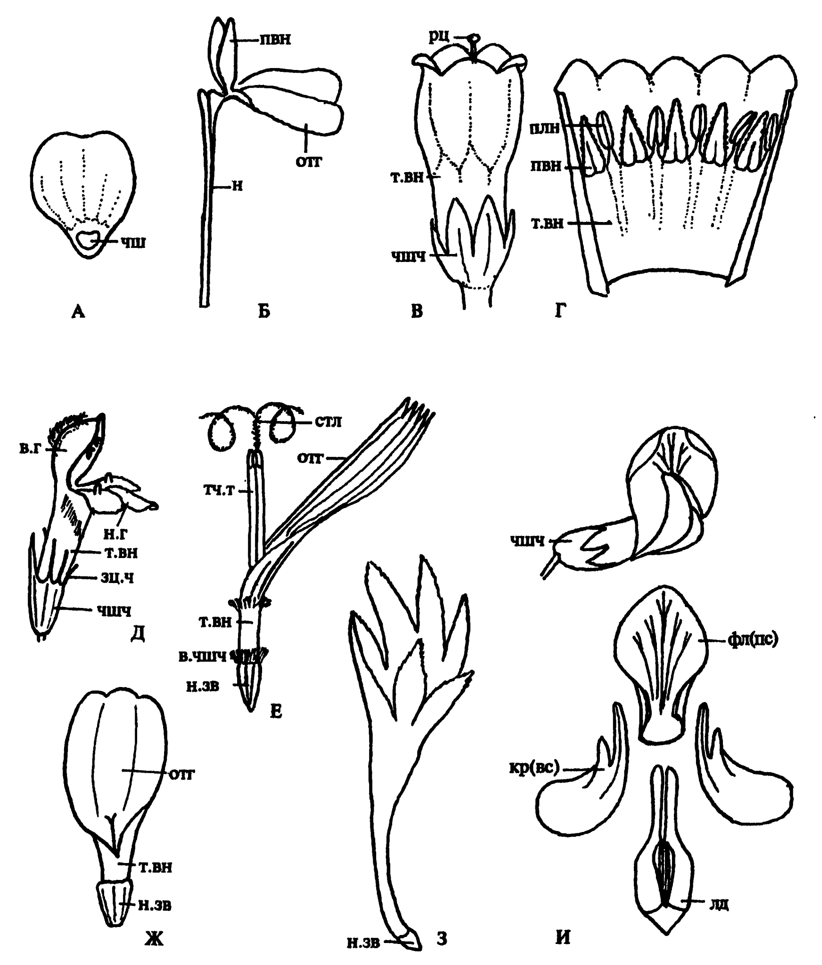


Рис. 232. Некоторые особые типы строения околоцветника: А — лепесток лютика с чешуйкой, прикрывающей нектарную ямку; Б — лепесток смолки с ноготком, отгибом и привенчиком; В, Г — трубчато-воронковидный венчик окопника с приросшими к внутренней части его трубки тычинками, чередующимися с выростами привенчика; Д — двугубый венчик пикульника; Е — язычковый цветок цикория; Ж — ложно-язычковый цветок тысячелистника с трехлопастным пластинчатым отгибом; З — воронковидный цветок василька; И — мотыльковый венчик чины.

Обозначения: в.г — верхняя губа, вс — весло, в.чшч — волоски чашечки, зц.ч — зубцы чашечки, кр — крыло, лд — лодочка, н — ноготок, н.г — нижняя губа, н.зв — нижняя завязь, отг — отгиб, пвн — привенчик, плн — пыльник, пс — парус, рц — рыльце, стл — столбик с двумя закручивающимися рыльцами, т.вн — трубка венчика, тч.т — тычиночная трубка, фл — флаг, чш — чешуйка, чшч — чашечка

наличием в клетках мезофилла красновато-оранжевых хромопластов, содержащих каротиноиды, как у лютика, либо содержанием пигментов, растворенных в клеточном соке. Желтая окраска связана с наличием антохлора и производных флавонов, коричневый цвет определяет присутствие антофеина. Наиболее распространен антоциан, окраска которого зависит от кислотности клеточного сока: в кислой среде он красный, в щелочной — синий или фиолетовый. С изменением кислотности вакуолярного сока связано и изменение окраски венчика в период цветения у медуницы, незабудки, сочевичника весеннего и других растений. В белых лепестках пигментов нет, но в них много крупных межклетников, заполненных воздухом, отражающим световые лучи.

Как и чашелистики, лепестки могут быть свободными и сросшимися. Лепесток свободнолепестного венчика представляет собой цельную, зубчатую, либо в той или иной степени расчлененную пластинку, прикрепленную к цветоложу суженным основанием. Такой лепесток, как у лютика, называют *сидячим* (рис. 232 А). В процессе развития основания лепестков некоторых растений вытягиваются, образуя *ноготок*. В этом случае расширенную листовидную часть лепестка называют *отгибом*. Особенно длинные ноготки свойственны цветкам со сростнолистными чашечками, как у гвоздики, смолки, мыльнянки. У смолки в месте перехода ноготка в отгиб развиваются 2 мелких листовидных выроста — *привенчик*, или коронка (рис. 232 Б).

Раздельнолепестные венчики могут быть как актиноморфными, как у герани, земляники, водосбора, так и зигоморфными, как у фиалки.

Своеобразное строение имеет зигоморфный венчик гороха и других представителей семейства бобовых. Его называют *мотыльковым* (рис. 232 И). Венчик 5-членный. Самый крупный лепесток, расположенный вертикально, называют *флагом*, или *парусом*. 2 более мелких лепестка неправильной формы, находящиеся под парусом, — *крыльями*, или *веслами*, а прикрытые ими 2 еще более мелких лепестка, часто срастающиеся отгибами, — *лодочкой*. У клевера лепестки срастаются ноготками. Мотыльковый венчик сочетается со сростнолистной чашечкой.

У вербейника, седмичника лепестки срастаются лишь в основании на небольшом протяжении. Такой венчик легко принять за свободнолепестный.

Типичные сростнолепестные венчики очень разнообразны. Они различаются длиной трубки и отгибов, размерами, очертаниями продольных сечений и другими признаками. Венчик может быть вздутым, почти *шаровидным*, как у брусники; *колокольчатым*, как у колокольчика; *воронковидным*, как у вьюнка; *трубчато-колесовидным*, как у флокса (отгибы перпендикулярны ноготкам); *колесовидным*, как у незабудки; *трубчатым*, как у кошачьей лапки и других сложноцветных (рис. 231 Ж).

В сростнолепестных венчиках привенчики, если они есть, представлены язычковидными или иной формы выростами, щетинками, пучками

волосков. Они располагаются в основании отгибов, прикрывая вход в зев трубки (рис. 232 Г).

Особую форму зигоморфного сростнолепестного венчика имеют представители семейства губоцветных. У большинства видов венчик *двугубый*. От верхней части трубки, образованной сросшимися ноготками пяти лепестков, отходят две свободных губы: нижняя, трехлопастная, возникшая вследствие неполного срастания отгибов трех лепестков, и возвышающаяся над ней верхняя, обычно шлемовидная, или плоская, состоящая из сросшихся отгибов двух лепестков (рис. 232 Д). Двугубый венчик может коррелировать с двугубой чашечкой, как у шлемника.

В *язычковом* венчике одуванчика, цикория срастаются не только ноготки, но и отгибы, образуя пластинку с 5 зубцами на конце (рис. 232 Е). *Ложноязычковый* венчик отличается от язычкового трехзубчатым плоским отгибом, два лепестка обычно редуцируются (рис. 232 Ж). Такие венчики свойственны многим сложноцветным, в том числе нивянику, тысячелистнику. В корзинке василька краевые цветки воронковидные (рис. 232 З).

1.4. Функции околоцветника

Распространено мнение, что главная функция околоцветника состоит в привлечении животных-опылителей. Наряду с этой пассивной функцией, возможность осуществления которой определяют яркая окраска и некоторые особенности строения, околоцветник играет весьма важную роль в жизни самого цветка.

Закладываясь на цветоложе раньше тычинок и плодолистиков и развиваясь раньше этих репродуктивных структур, околоцветник выполняет функцию их защиты еще в бутоне. Плотно прилегая один к другому, элементы околоцветника предохраняют тычинки и пестики от влияния неблагоприятных факторов внешней среды, создавая условия для их нормального развития. В цветках с двойным околоцветником эта функция свойственна, главным образом, чашелистикам, имеющим более плотное строение по сравнению с лепестками, что в большой степени объясняется наличием в них склеренхимы.

На ранних стадиях развития цветка околоцветник участвует в фотосинтезе, то есть служит источником дополнительного питания элементов репродуктивной сферы. Фотосинтетически наиболее активны чашелистики, но и лепестки нераспустившихся цветков обычно содержат много крахмала. По мере раскрывания бутона крахмал гидролизуется, перемещаясь в проводящие пучки тычинок и плодолистиков. Лишь у некоторых растений, например, у кипрея, дремлика, ряда видов лилии, лепестки и листочки простого околоцветника сохраняют небольшое количество крахмала во время цветения.

Выяснено, что перед началом цветения в околоцветник из осевых органов растения поступают минеральные вещества, в том числе калий, натрий, фосфор, кальций. Впоследствии они также перемещаются в тычинки и пестики.

Осуществление фотосинтеза сопровождается активизацией дыхания, при этом выделяется тепловая энергия, поэтому температура внутри бутона всегда выше, чем снаружи, что способствует развитию внутренних частей цветка.

Околоцветник интенсивно транспирирует, особенно венчик, лепестки которого имеют тонкостенные эпидермальные клетки и тонкую кутикулу. Транспирационная активность повышается в период цветения. Это одна из причин раннего опадения лепестков. Вторая причина связана с накоплением ими продуктов клеточного метаболизма, подлежащих удалению из цветка: дубильных веществ, оксалатов, эфирных масел и т. д.

С другой стороны, лепестки вырабатывают некоторые летучие соединения, которые не только привлекают опылителей, но и способствуют прорастанию пыльцевых зерен, находящихся на рыльце пестика, а также завязыванию плодов, что подтверждено экспериментами над некоторыми культурными растениями.

Околоцветнику свойственны настические движения, приводящие к периодическому открыванию и закрыванию цветков, что предохраняет от неблагоприятных погодных условий тычинки и пестики. Это связано либо с изменением температуры, как у тюльпана, либо также с изменением интенсивности и качества освещения, как у кувшинки, околоцветник которой закрывается вечером. Движения чашелистиков и лепестков обусловлены укорочениями и удлинениями их оснований с внутренней стороны. Укорочение вызывает сгибание элементов околоцветника внутрь и закрывание цветка, удлинение — его раскрывание.

Таким образом, околоцветник представляет собой часть сложной физиологической системы растения, определяющей возможность оптимального использования всех факторов жизнеобеспечения репродуктивных органов и их защиты.

2. Андроцей

2.1. Морфология андроцея

Сравнительно-морфологическое изучение тычинок, в совокупности составляющих андроцей, показывает, что они произошли из довольно широких листовидных микроспорофиллов с 3 жилками, на верхних сторонах которых между средней и 2 боковыми жилками располагались по 2 линейных микроспорангия, впоследствии срастающихся в синангии, частично погруженные в ткань пластинки (рис. 233). Такие тычинки встречаются у наиболее

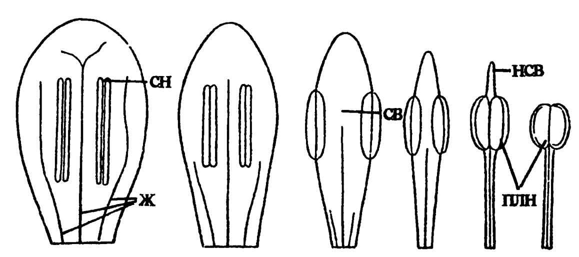


Рис. 233. Стадии эволюции микроспорофила от пластинчатого до специализированного типа.
Обозначения: ж — жилки, нсв — надсвязник, плн — синангий из 4 микроспорангиев, св — связник, сн — синангий из 2 микроспорангиев

примитивных современных покрытосеменных, в частности у дегенерии и некоторых видов магнолии. Их эволюционные преобразования шли по пути редукции стерильных частей микроспорофиллов, обусловившей постепенный переход синангиев в краевое положение, их сближение и последующее срастание, приведшее к образованию четырехгнездного пыльника. Нижняя часть микроспорофилла дала начало *тычиночной нити*, средняя, соединяющая половинки пыльника, превратилась в *связник* с проводящим пучком внутри, а самая верхняя, выступающая над пыльником, — в придаток (*надсвязник*), впоследствии редуцировавшийся. Из современных растений придатки имеют пыльники некоторых сложноцветных, олеандра, барвинка и других растений (рис. 234 И, Н, Р, Т).

Пыльники очень варьируют по форме и размерам. В очертании они могут быть округлыми, овальными, продолговатыми, линейными, с рожковидными выростами (рис. 234 В, Г, М, Н, О) и т. д.

Пыльник называют *неподвижным*, если по длине он почти равен связнику и тычиночная нить в месте перехода в связник имеет ту же ширину, что и в основании или слегка расширена (рис. 234 Б, Д, Е), и *качающимся*, если по длине он значительно превышает связник и место отхождения сильно утонченной тычиночной нити находится почти посередине пыльника (рис. 234 А).

При наличии очень короткого связника половинки пыльника нередко расходятся в верхней и нижней частях, и он приобретает Х-образные очертания. Сильное разрастание связников, свойственное, в частности, губоцветным, приводит к раздвиганию половинок пыльника (рис. 234 Ж, З). У шалфея связник имеет вид неравноплечего коромысла, длинное плечо которого несет нормальную половину пыльника, а короткое — его вторую, стерильную часть, превращенную в небольшую пластинку. В таких тычинках нить очень короткая.

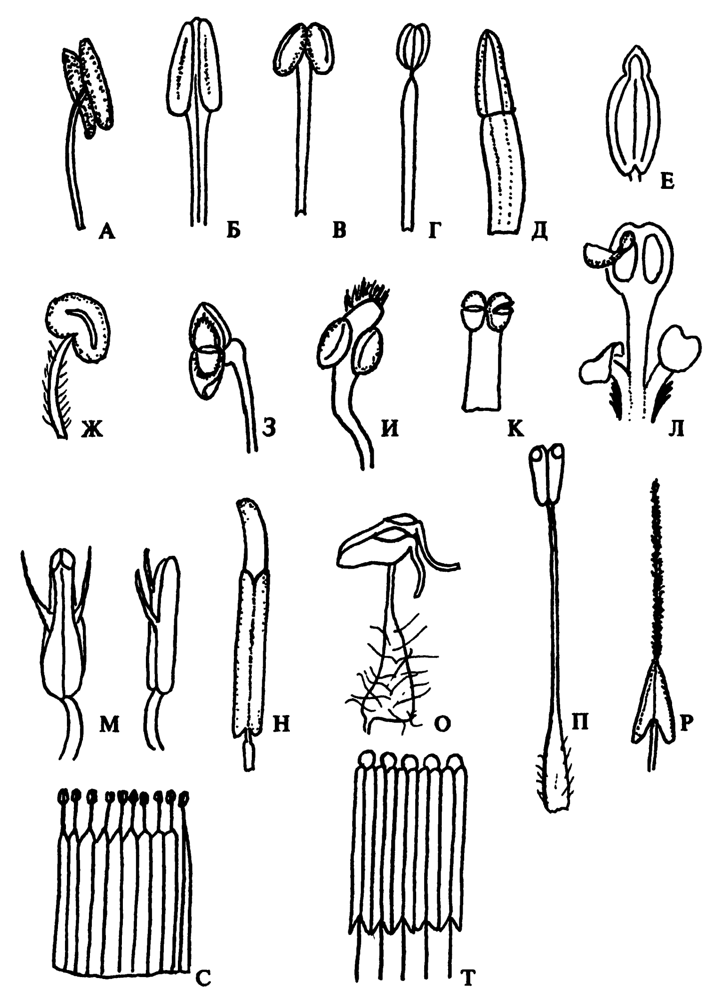


Рис. 234. Морфологическое разнообразие тычинок: А — роза; Б — чистяк; В — горец змеиный; Г — чистотел; Д — стрелолист; Е — незабудка; Ж — живучка; З — пикульник; И – барвинок; К — пиксидантера; Л — представитель сем. лавровых; М — черника; Н — василек синий; О — толокнянка; П — багульник; Р — олеандр; С — двубратственный андроцей чины; Т — слипшиеся пыльники цикория

У большинства растений пыльники четырехгнездные, при этом гнезда располагаются вдоль связника, по всей его длине. У арцеутобиума — паразитического растения из семейства омеловых — пыльник одногнездный, так как имеет только один микроспорангий, у мальвы, истода пыльник

двухгнездный. У аноны очень длинные пыльники разделены стерильной тканью на ряд камер.

Тычиночные нити у большинства растений тонкие, цилиндрические, но они могут быть и широкими, плоскими, как у кубышки, кувшинки, стрелолиста (рис. 234 Д). У хохлатки в основании тычиночной нити развивается шпорец, а у панкратиума — корона в виде бахромчатой воронки, соединяющей основания тычиночных нитей (рис. 235).

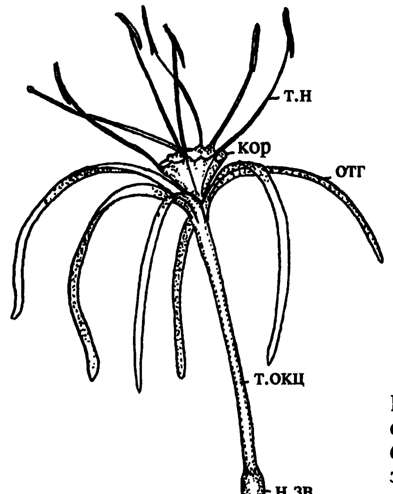


Рис. 235. Цветок панкратиума с короной, соединяющей основания тычиночных нитей. *Обозначения*: кор — корона, н.зв — нижняя завязь; отг — отгиб, т.н — тычиночная нить, т.окц — трубка околоцветника

Число тычинок в цветке варьирует от одной, как у некоторых орхидных, до весьма многочисленных, как у магнолии, кувшинки, лютика.

Тычинки имеют либо одинаковые, либо разные по длине нити. Дифференциация тычиночных нитей на длинные и короткие чаще всего свойственна тычинкам разных кругов андроцея, реже — одному и тому же кругу. У крестоцветных, например, 2 тычинки наружного круга короче 4 тычинок внутреннего. Такие тычинки называют четырехсильными. У губоцветных тычинки двусильные, они расположены в одном круге, но 2 из них длинные, а 2 — короткие.

Как и другие элементы цветка, тычинки могут срастаться между собой. Андроцей, состоящий из свободных тычинок, называют *многобратственным*, а если все тычинки срослись между собой нитями — *однобратственным*, как у кислицы, герани, люпина. У рогоза широколистного 3 тычинки срастаются нитями почти на всем протяжении. Если сросшиеся тычинки составляют 2 группы, то независимо от числа тычинок в каждой из них, андроцей называют *двубратственным*. Так, у истода 8 тычинок срастаются

в 2 группы по 4. У чины, гороха, клевера срастаются, образуя трубку, 9 тычинок, принадлежащих к 2 кругам, а одна тычинка внутреннего круга остается свободной (рис. 234 С). У сложноцветных слипаются пыльники (рис. 234 Т), образуя трубку, окружающую столбик пестика, однако нередко в период цветения пыльники расходятся. У некоторых растений тычинки в процессе развития расщепляются. Это свойственно тычинкам мальвы, клещевины.

Тесная сближенность зачатков тычинок и лепестков в процессе развития цветка определяет возможность их срастания у некоторых растений. У гвоздики тычиночные нити прирастают к ноготкам лепестков. В цветках со спайнолепестным венчиком тычинки прирастают к их трубкам (рис. 232 Г) на большем или меньшем протяжении. Тычинки, как уже было сказано, участвуют и в формировании гипантия.

Основная функция тычинок — образование пыльцевых зерен, развивающихся в гнездах пыльника. Однако некоторые тычинки не имеют пыльников. Такие стерильные тычинки называют *стаминодиями*. Они представляют собой либо образования промежуточного типа между тычинками и лепестками, как у магнолии, белой кувшинки, либо превращаются в секреторные элементы цветка, вырабатывающие нектар. У аистника стаминодии сходны с нитями нормальных тычинок, у водосбора они имеют вид прозрачных продолговатых листочков с бахромчатыми краями, а у белозора — широкоовальных пластинок, рассеченных наверху на нитевидные сегменты, заканчивающиеся железками.

2.2. Развитие тычинки. Микроспорогенез и формирование мужского гаметофита. Вскрывание пыльника

Тычинки закладываются на цветоложе в виде бугорков после появления на нем зачатков будущего околоцветника. Из бугорка, первоначально состоящего из однородных тонкостенных клеток, формируется пыльник, а тычиночная нить развивается путем интеркалярного роста перед распусканием цветка.

Анатомическая дифференциация пыльника начинается, когда бугорок приобретает четырехлопастные очертания поперечного сечения (рис. 236 А, В). Под эпидермой в каждой лопасти обособляются крупные инициальные клетки. Их тангентальные (периклинальные) деления приводят к образованию 2 слоев: наружного — *париетального* — и внутреннего, дающего начало *археспорию*, или спорогенной ткани (рис. 236 Г, Д). Клетки археспория либо непосредственно становятся микроспороцитами, либо предварительно делятся митотически. Каждая лопасть формирующегося пыльника с археспорием соответствует одногнездному микроспорангию. Эпидерма и производные париетального слоя составляют стенку пыльника. Эпидерма имеет типичное для этой ткани строение. Наружные стенки ее клеток обычно

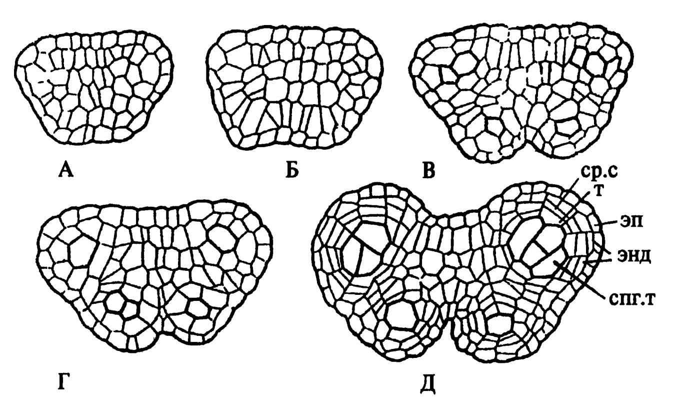


Рис. 236. Начальные стадии развития пыльника нивяника.
Обозначения: спг.т — спорогенная ткань, ср.с — средний слой, т — тапетум, энд — эндотеций, эп — эпидерма

утолщены и покрыты кутикулой, а иногда и восковым налетом. Клетки содержат хромопласты.

Париетальный слой вследствие периклинальных делений его клеток образует *эндотеций*, расположенный под эпидермой, и несколько слоев паренхимных клеток. Эндотеций называют *фиброзным слоем*, если оболочки его клеток с внутренней стороны имеют разнообразные утолщения, способствующие вскрыванию пыльника (рис. 237 В). Если он не участвует в этом процессе, то оболочки его клеток не утолщены. Самый внутренний слой расположенных под эндотецием паренхимных клеток, выстилающий каждое гнездо пыльника, составляет *тапетум* (у некоторых растений он может состоять из 2 и более слоев) (рис. 237 В). Тапетум может развиваться не только из производных париетального слоя, но и из наружного слоя археспория.

Молодые клетки тапетума одноядерные, позднее число ядер в них увеличивается вследствие митотических делений, нередко они соединяются между собой, образуя крупные полиплоидные ядра. У покрытосеменных встречается 2 типа тапетума. Первый тип — *секреторный тапетум* — состоит из железистых клеток, экскретирующих вещества в гнезда пыльника. Второй тип — *периплазмодий* — возникает вследствие растворения оболочек клеток и слияния их содержимого в общую массу, проникающую в гнездо пыльника. Содержащиеся в тапетуме питательные вещества впоследствии используются на развитие пыльцевых зерен. Находящиеся в гнездах пыльника диплоидные микроспороциты (материнские клетки микроспор) первоначально плотно соединены. Затем они расходятся и покрываются *каллозой*, изолирующей их от остального содержимого пыльцевого гнезда. Делясь редукционно, каждый микроспороцит образует *тетраду микроспор*.

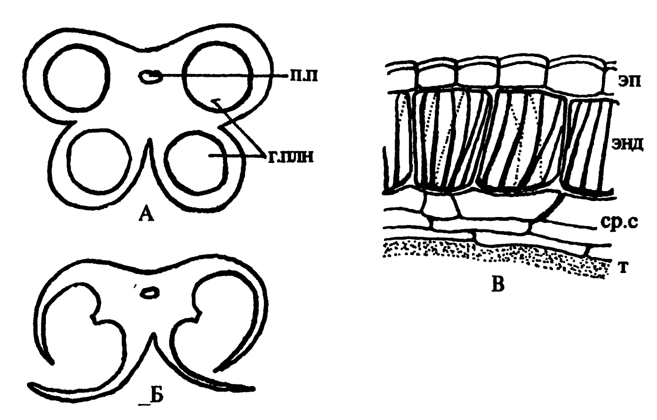


Рис. 237. Строение пыльника: А — невскрывшийся пыльник; Б — вскрывшийся пыльник; В – стенка пыльника.
Обозначения: г.плн — гнезда пыльника, п.п — проводящий пучок, ср.с — средние слои клеток, т — тапетум, энд — эндотеций, эп — эпидерма

Стенки, отделяющие одну микроспору от другой, могут развиваться двояко. При *сукцессивном*, или последовательном, типе первое, редукционное, деление мейоза заканчивается цитокинезом, в результате образуется диада клеток, а после второго, митотического деления — тетрада. При одновременном, или *симультанном*, типе цитокинез происходит после второго деления, и сразу образуется тетрада микроспор. Сукцессивный тип свойствен большинству однодольных, а симультанный распространен у двудольных растений.

Чаще всего у покрытосеменных встречаются тетраэдрические и билатеральные тетрады (рис. 204).

Разъединение собранных в тетрады микроспор происходит после растворения каллозы и собственной оболочки микроспороцита. К этому времени каждая микроспора имеет 2 оболочки: наружную — экзину и внутреннюю — интину.

Микроспора представляет собой одноядерную гаплоидную клетку, из которой внутри пыльника развивается мужской заросток — *пыльцевое зерно*, или *пылинка*. Зрелое пыльцевое зерно, покидающее пыльник, может быть двухклеточным или трехклеточным. В первом случае оно состоит из крупной вегетативной, или *сифоногенной*, клетки и погруженной в нее маленькой генеративной, или *спермиогенной*, клетки, которая делится на 2 *спермия* только в пыльцевой трубке. Во втором случае спермии образуются уже в самом пыльцевом зерне (рис. 238 Г, Д). *Спермии* представляют собой клетки, имеющие сравнительно крупное ядро, плотную цитоплазму и очень тонкую прозрачную оболочку. У разных растений они сильно варьируют

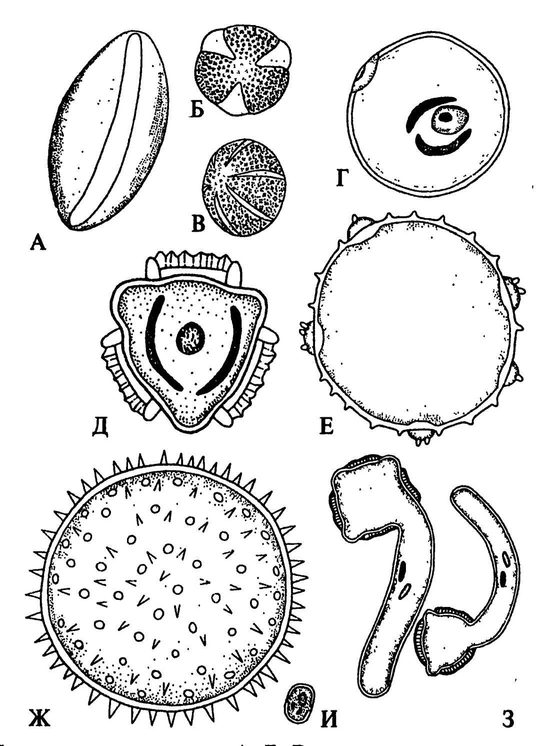


Рис. 238. Типы пыльцевых зерен: А, Б, В — одно-, трех- и многобороздные пыльцевые зерна магнолии, пиона, гименократера; Г — однопоровое пыльцевое зерно многолетней пшеницы; Д — трехпоровое зерно кок-сагыза; Е — многопоровое зерно тыквы; Ж — многопоровое зерно мальвы; З — трех- и четырехпоровые зерна диплоидной и триплоидной форм табака; И — пыльцевое зерно незабудки

по размерам и форме. Спермии могут быть более или менее шаровидными, эллиптическими, серповидными, веретеновидными, червеобразными, спирально закрученными и др.

Как и микроспора, пыльцевое зерно имеет 2 оболочки: экзину и интину. Пыльцевые зерна некоторых растений имеют еще третью оболочку — перину, расположенную поверх экзины. Она возникает за счет тапетального периплазмодия. Перина соединена с экзиной неплотно и легко разрушается.

Экзина имеет несколько слоев, самый наружный из них часто скульптурирован и снабжен всевозможными выростами в виде гребней, бугорков, шипиков, складок и т. п. (рис. 238).

Экзина, состоящая из *спорополленина*, очень устойчива к разным воздействиям, в том числе химическим. Она имеет утонченные места — *апертуры*,

иногда достигающие интины. По характеру апертур, через которые прорастают пыльцевые трубки, различают *бороздные* (рис. 238 А–В) и *поровые* (рис. 238 Е, Ж) пыльцевые зерна, число борозд и пор варьирует у разных растений от одной до многочисленных.

Интина, содержащая целлюлозу и пектиновые вещества, обладает эластичностью. Это имеет важное значение, так как при прорастании пыльцевого зерна она, сильно растягиваясь, образует пыльцевую трубку, развивающуюся из сифоногенной клетки. Через апертуру пыльцевая трубка выходит наружу (рис. 238 З).

Пыльцевые зерна покрытосеменных несомненно гомологичны микрогаметофитам других разноспоровых высших растений, но более редуцированы. Их сходство с пыльцевыми зернами голосеменных проявляется в едином плане строения оболочек и образовании только 2 спермиев. Однако у покрытосеменных микрогаметофиты редуцированы в большей степени, так как при их развитии от стадии микроспоры до образования спермиев происходит только 2 митотических деления вместо 5, свойственных, например, большинству хвойных. Проталлиальные клетки, характерные для голосеменных, у покрытосеменных полностью утрачены.

Морфологически пыльцевые зерна весьма разнообразны (рис. 238). Очень мелкие (менее 10 мкм в поперечнике), практически неразличимые простым глазом пыльцевые зерна — у незабудки, некоторых видов пеперомии, очень крупные (свыше 200 мкм) — у мальвы, алтея, ипомеи.

Зрелые пыльцевые зерна не всегда расположены поодиночке. Нередко они остаются собранными в тетрады, как у грушанки, вереска, брусники; диады, как у рябчика, и полиады, или массулы, как у некоторых представителей семейства ароидных. У многих орхидей все находящиеся в пыльцевом гнезде пыльцевые зерна склеены висцином в крупное компактное образование — *поллиний*, который вместе с *ножкой* и *прилипальцем*, прилипающим к посетившему цветок насекомому, называют *поллинарием*.

Морфология пыльцевых зерен, строение их оболочек представляют собой очень устойчивые видоспецифические признаки, широко используемые в систематике.

Освобождение пыльцы происходит при вскрывании пыльника. Пыльники, в которых гнезда попарно сближены, вскрываются обычно двумя продольными щелями, проходящими вдоль борозд, разделяющих гнезда, так что оба гнезда вскрываются одновременно (рис. 237 Б). При продольном вскрывании щель обычно появляется с внутренней стороны пыльника, и пыльца высыпается внутрь цветка. Такой пыльник называют *интрорзным*. Если же в результате неравномерного роста связника обе половинки пыльника изгибаются и пыльца высыпается наружу, пыльник называют *экстрорзным*.

Иногда пыльник вскрывается почти посередине поперечной щелью, как у северо-американской пиксидантеры, у паслена, вереска, черники — двумя дырочками на верхушке, а у барбариса, лавра — клапанами, откидывающимися снизу вверх (рис. 234 К–М, П).

3. Гинецей

3.1. Морфология гинецея

Составляющие гинецей плодолистики, называемые также *карпеллами*, в подпестичном цветке находятся на верхушке цветоложа. У некоторых растений, например, у гравилата, цветоложе в период цветения вытягивается, образуя *гинофор*, приподнимающий гинецей над остальной частью цветка. Иногда оно вытягивается и под андроцеем, в этом случае формируется *андрогинофор*.

Плодолистики произошли от листовидных мегаспорофиллов, анатомически сходных с вегетативными листьями. Они имеют эпидерму с устьицами, мезофилл, проводящие пучки, наиболее крупный из которых составляет среднюю жилку. О листовой природе плодолистиков свидетельствуют нередко встречающиеся аномалии в строении цветков, когда вместо обычного плодолистика формируется зеленая листовая пластинка. Это отмечено у живокости, водосбора. У розы, гравилата иногда вместо гинецея из апикальной меристемы цветка развивается олиственный побег. Это явление называют *пролиферацией* (от лат. proles — потомство, побег, ferre, facere — нести, делать).

У многих растений плодолистик представляет собой лист, сложенный вдоль средней жилки адаксиальной стороной внутрь и сросшийся краями. Такой плодолистик называют *кондупликатным* (рис. 239 А, 1). Кондупликатность без срастания краев характерна и для листосложения вегетативных почек многих покрытосеменных.

Первоначально плаценты, несущие семязачатки, располагались по краям плодолистика. Кондупликатность способствовала их перемещению на внутреннюю сторону. Этим достигалась защита семязачатков. Постепенно плаценты вместо краевых стали *ламинальными* (от лат. lamina — пластинка). Сближение стерильных краев плодолистиков привело к их срастанию. В результате семязачатки оказались внутри замкнутой полости — завязи. Сросшиеся края плодолистика составили брюшной шов. Однако в некоторых случаях, например, в цветках дегенерии, края плодолистиков срастаются только после цветения, а во время цветения они хотя и сближены, но отделены один от другого железистыми волосками. У пиона края плодолистиков срастаются не на всем протяжении. Незамкнутую на верхушке завязь имеет резеда.

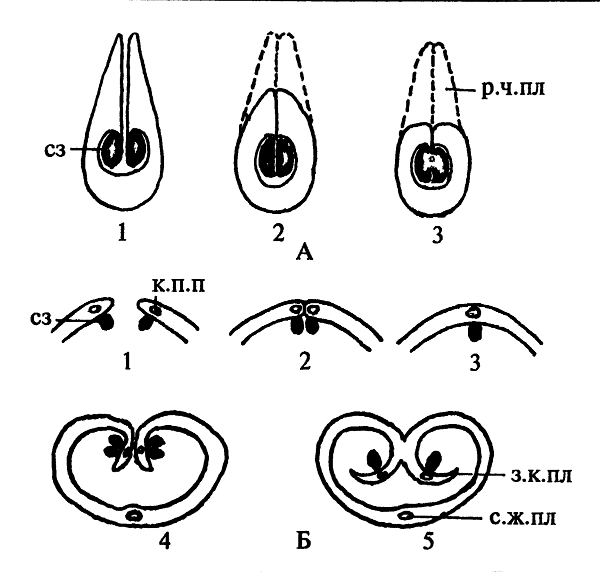


Рис. 239. Смыкание плодолистиков: А — кондупликатное; Б — свернутое (инволютное).

Обозначения: з.к.пл — завернутые внутрь края плодолистика, к.п.п — краевые проводящие пучки, р.ч.пл — редуцированные в процессе эволюции края плодолистиков, с.ж.пл — средняя жилка плодолистика, сз — семязачатки

При наличии ламинальной плацентации между плацентами и краями кондупликатного плодолистика сохранялась довольно большая стерильная поверхность, которая в процессе эволюции редуцировалась, и плаценты снова оказались краевыми, расположенными вдоль брюшного шва (рис. 239 А, 2, 3).

Кондупликатность — не единственный способ смыкания плодолистика краями. У некоторых растений, в частности, у лютиковых, плодолистик, свертываясь адаксиальной стороной внутрь, только соприкасается краями. Такой плодолистик называют *инволютным* (от лат. involutio — изгиб). Находящиеся по его краям стерильные зоны редуцируются, сближаются и срастаются, краевые проводящие пучки объединяются в один пучок, вдоль которого развивается общая плацента (рис. 239 Б, 1–3). При наличии стерильных зон большей протяженности плодолистик свертывается сильнее, его вдающиеся в полость края соприкасаются абаксиальными поверхностями, плаценты располагаются вдоль краевых проводящих пучков, а стерильные зоны сохраняются (рис. 239 Б, 4–5).

Наряду с этими двумя способами образования завязи существует и третий, связанный с *конгенитальностью* (от лат. congenitus — рожденный одновременно). В этом случае плодолистик, который называют *пельтатным*

(от лат. peltatus — щитовидный), закладывается на цветоложе в виде серповидного зачатка, который вскоре становится кольцевым. В дальнейшем он разрастается вверх, сразу формируя все части пестика.

Очень важным эволюционным приобретением была дифференциация на плодолистике рыльцевой поверхности. Она удерживала пыльцевые зерна, попадавшие на нее при опылении и способствовала росту пыльцевых трубок благодаря веществам, выделяемым ее железистой поверхностью. В примитивных случаях это был тяж, проходящий вдоль брюшного шва (*низбегающее рыльце*). Постепенно протяженность его сокращалась, оставаясь только на конце вытянутой верхушки плодолистика — *стилодия*. Таким образом возник *пестик*, состоящий из *завязи*, *стилодия* и *рыльца* (рис. 240).

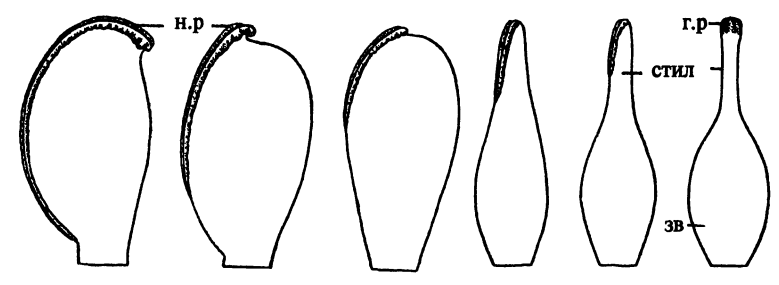


Рис. 240. Эволюционные преобразования кондупликатного плодолистика с низбегающим рыльцем типа дегенерии до специализированного пестика с дифференцированным стилодием и головчатым рыльцем.
Обозначения: г.р — головчатое рыльце, зв — завязь, н.р — низбегающее рыльце, стил — стилодий

Гинецей может быть мономерным, если состоит из одного плодолистика, олигомерным (от греч. oligos — малый), состоящим из небольшого числа плодолистиков, и полимерным, если плодолистиков много, как у магнолии, лютика, лапчатки. У этих растений плодолистики расположены по спирали.

Мономерный гинецей представлен одним пестиком, в остальных случаях число пестиков либо равно числу плодолистиков, либо пестик единственный, возникший вследствие срастания плодолистиков.

В связи с этим различают 2 типа гинецея: *апокарпный*, в котором плодолистики свободны и каждый из них образует пестик (их может быть много или один) (рис. 241 А), и *ценокарпный*, характеризующийся срастанием плодолистиков и формированием единственного пестика. Плодолистики могут срастаться в разной степени. У безвременника, некоторых видов камнеломки, срастаются только основания завязей, у большинства растений завязи срастаются на всем протяжении, но стилодии остаются свободными, как у гвоздики, мыльнянки, звездчатки. По их числу судят о числе сросшихся плодолистиков. У груши стилодии срастаются в основании, образуя короткий

столбик со свободными частями стилодиев наверху; у яблони, тюльпана стилодии срастаются полностью, образуя столбик, заканчивающийся головчатым или лопастным рыльцем, число лопастей соответствует числу плодолистиков. Таким образом, столбик свойствен только пестику ценокарпного гинецея, в котором плодолистики полностью срослись (рис. 241 Б–Г). Морфологическое разнообразие пестиков показано на рис. 242.

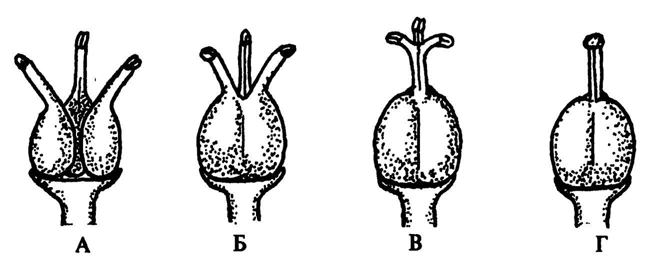


Рис. 241. Срастание частей плодолистиков: А — свободные плодолистики; Б — плодолистики, сросшиеся завязями; В — частичное срастание стилодиев; Г — полное срастание плодолистиков

Размеры столбика и характер рыльца сильно варьируют. У безвременника, шафрана столбики нередко длиной до 20 см, у кукурузы — около 50 см, у крестоцветных, тюльпана, резеды они короткие, у мака их практически нет, рыльце у него сидячее.

Столбик или стилодий обычно отходят от верхушки завязи, иногда, как у многих мотыльковых, стилодий отогнут от нее почти под прямым углом (рис. 242 К). У некоторых растений в процессе развития пестика наружная (спинная) часть завязи сильно разрастается. У лапчатки стилодий располагается сбоку от верхушки завязи, а у манжетки — отходит от ее основания (рис. 242 Е). Все эти столбики и стилодии называют *гинобазическими*. У губоцветных, бурачниковых столбики выходят из промежутка между лопастями завязи.

В цветках со столбиками рыльца могут быть 2–3-лопастными, вздутыми, головчатыми, как у ревеня, иногда воронковидными, как у шафрана. У мака, кувшинки рыльца многолопастные, сидячие. У ириса рыльце 3-лопастное, лопасти листовидные, ярко окрашенные (рис. 242 Ж); у злаков — перистые (рис. 242 Н, О). Поверхность рыльца редко бывает гладкой, чаще она покрыта волосками или сосочками разнообразной формы (рис. 242 В), выделяющими липкую сахаристую жидкость, задерживающую пыльцевые зерна и при прорастании используемую ими в качестве продукта питания.

В основании столбика или завязи нередко развиваются нектарники в виде цельных либо лопастных дисков, валиков или бугорков (рис. 242 Б, Л, М).

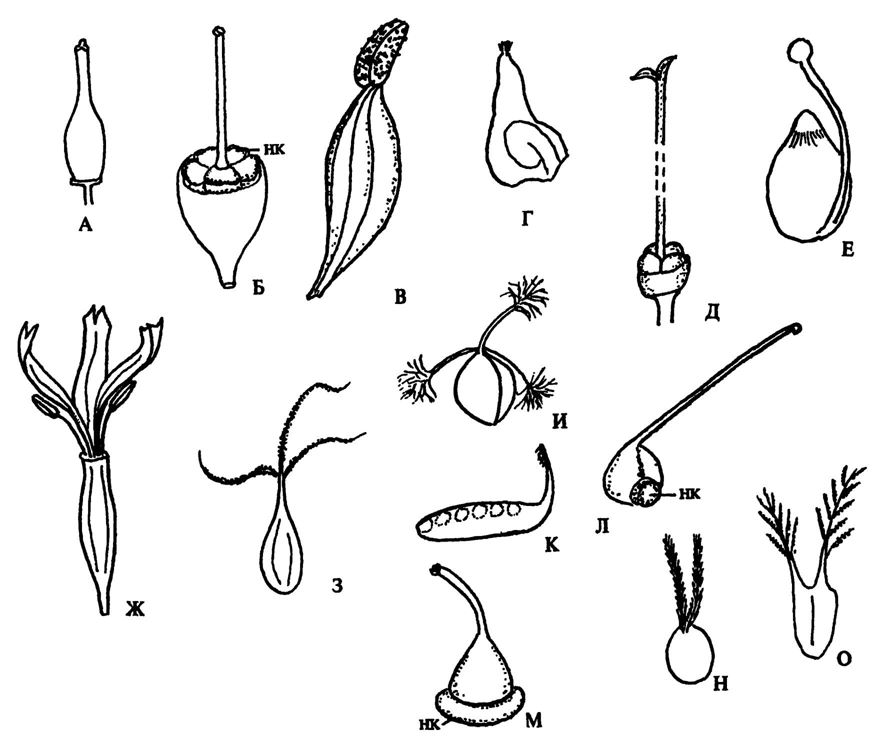


Рис. 242. Морфологическое разнообразие пестиков: А — ландыш; Б — черника; В — василистник; Г — стрелолист, Д — пикульник; Е — манжетка; Ж — ирис; З — ситник; И – щавель; К — чина; Л — марьянник; М — норичник; Н, О — злаки. *Обозначения*: нк — нектарники

У зонтичных функцию нектарников выполняет верхняя часть полунижней завязи — подстолбие (рис. 231 З).

Главная часть пестика — завязь, внутри которой находятся семязачатки. Стенки завязи защищают их от неблагоприятных воздействий внешней среды. На внутренней поверхности завязи вдоль краев плодолистиков расположена проводниковая ткань, продолжающаяся в столбик или стилодий. Она развивается из внутренней эпидермы плодолистика, клетки которой богаты цитоплазматическим содержимым. Их оболочки ослизняются, и клетки расплываются. Так как слизь способна удерживать воду, внутри завязи всегда влажно. Это предохраняет семязачатки от высыхания и создает благоприятные условия для их развития.

В апокарпном гинецее завязь всегда одногнездная. Вдоль ее брюшного шва располагаются семяносцы, или *плаценты*, несущие семязачатки. Такую чаще всего встречающуюся плацентацию, называют *краевой* (рис. 243).

Значительно реже плаценты располагаются диффузно на внутренней поверхности плодолистика (*ламинально-диффузная* плацентация, свойственная кувшинке, сусаку).

В ценокарпном гинецее встречаются разные типы плацентации. Это связано с особенностями срастания плодолистиков. Различают 3 типа ценокарпного гинецея: синкарпный, паракарпный и лизикарпный (рис. 243).

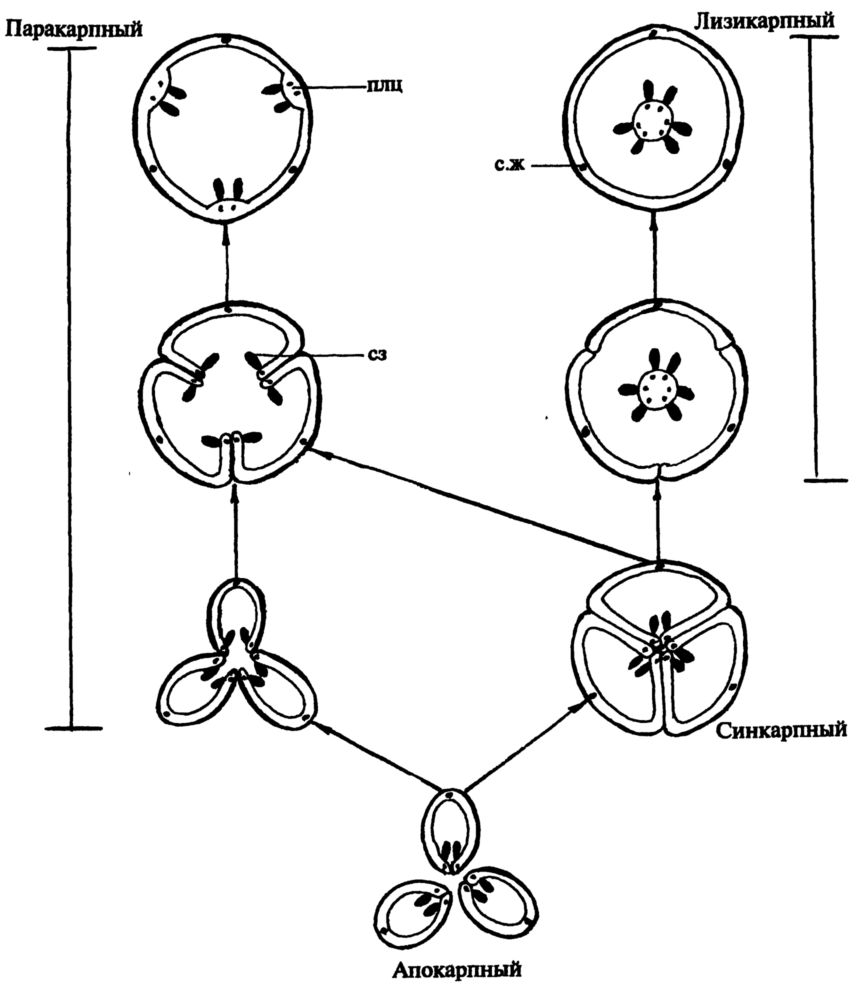


Рис. 243. Эволюционные взаимоотношения между разными типами гинецея. Особенности плацентации.

Обозначения: плц — плацента, с.ж — средняя жилка, сз — семязачаток

Для синкарпного гинецея характерно срастание кондупликатных или инволютных плодолистиков. Они срастаются боковыми частями, образуя перегородки, разделяющие сформировавшиеся гнезда завязи, число которых соответствует числу сросшихся плодолистиков. Брюшные швы плодолистиков, несущие плаценты, оказываются в центре завязи. Такую плацентацию называют *центрально-краевой*, или *центрально-угловой*.

В *паракарпном* гинецее плодолистики срастаются не боковыми поверхностями, а краями, образуя одногнездную завязь. Плацентация в этом типе гинецея *постенная*, или *париетальная*: *постенно-краевая*, если плаценты расположены по краям плодолистиков, и *постенно-спинная*, если они приурочены к средним жилкам плодолистиков.

Лизикарпный гинецей также имеет одногнездную завязь, но плаценты в ней находятся на поднимающейся со дна завязи колонке. Такую плацентацию называют *колончатой*, или *осевой*.

Возможные эволюционные взаимоотношения между этими типами гинецея показаны на рис. 243.

Исходным типом был апокарпный гинецей. Увеличение числа плодолистиков, их скученность на цветоложе определили возможность их срастания, которое происходило двумя путями: либо они срастались большей частью боковых поверхностей, сохраняя кондупликатность, либо — только краями, при этом плодолистики из кондупликатных становились более или менее развернутыми. В первом случае возник синкарпный гинецей, во втором — паракарпный. Возможно, что в некоторых направлениях эволюции паракарпный гинецей возник из синкарпного, при этом на ранних стадиях развития происходило расхождение («распарывание») сросшихся боковых поверхностей плодолистиков при сохранении срастания их краев. Конструктивно паракарпный гинецей более совершенен, чем синкарпный, так как ликвидация перегородок между гнездами обеспечила возможность сильного разрастания и ветвления плацент, как у тыквенных.

Лизикарпный гинецей эволюционно и по особенностям развития также связан с синкарпным. Единственное гнездо в завязи, как у гвоздики, примулы, возникло вследствие растворения (лизиса) перегородок, но при этом в центре остались сросшиеся края плодолистиков, превратившиеся в колонку с плацентами.

Эволюционная специализация ценокарпного гинецея, как и гинецея апокарпного, сопровождалась большей или меньшей редукцией числа плодолистиков и семязачатков вплоть до одного. Проявлением этой редукции служит *псевдомономерный* гинецей, в котором полностью развит только один фертильный плодолистик, а остальные недоразвиваются и стерилизуются. Такие гинецеи встречаются у свеклы, вяза, барбариса и других растений.

Перегородки, разделяющие гнезда завязи, могут быть истинными, или настоящими, и *ложными*. Первые, характерные только для синкарпного

гинецея, представляют собой сросшиеся боковые части плодолистиков. Вторые, встречающиеся и в синкарпном (губоцветные), и в паракарпном (крестоцветные) гинецеях, развиваются в виде внутренних выростов плодолистика.

3.2. Строение семязачатков

Семязачатки покрытосеменных отличаются от семязачатков голосеменных более быстрым развитием, ускорению которого благоприятствует их нахождение во влажной камере — завязи, что в условиях жизни на суше имеет важное значение, предохраняя семязачатки от иссушения.

Число семязачатков в завязи варьирует от одного до многих. В последнем случае либо все семязачатки фертильные и образуют семена, либо часть из них дегенерирует или редуцируется. Иногда фертильным оказывается только один.

Семязачаток покрытосеменного растения состоит из *нуцеллуса* (мегаспорангия), окружающих его *интегументов* и *семяножки* (funiculus), прикрепленной к плаценте. Как и у голосеменных, в семязачатке покрытосеменного растения различают *микропилярную* часть с узким или довольно широким *пыльцевходом* (микропиле) и *халазальную*, в которой соединяются нуцеллус, интегументы и семяножка (рис. 244 А, Б).

Покрытосеменные — эспорангиатные растения. Семязачаток закладывается на плаценте в виде бугорка с тупой верхушкой. В его образовании обычно участвуют несколько клеток субэпидермального слоя, делящихся периклинально, в то время как клетки эпидермы делятся антиклинально. В верхней части бугорка, представляющего собой зачаток нуцеллуса, рано обособляются спорогенная или *археспориальная* клетка, а чуть ниже ее в виде кольцевого валика вокруг нуцеллуса последовательно закладываются 2 *интегумента — внутренний* и *наружный*. Они обрастают нуцеллус со всех сторон, оставляя на верхушке небольшое отверстие — *микропиле*. Из основания семязачатка развивается *семяножка* (рис. 244 А, 1–6).

По степени развития нуцеллуса различают *крассинуцеллятный* (от лат. crassus — толстый, и nucellus — ядро, ядрышко) и *тенуинуцеллятный* (от лат. tenuis — тонкий) семязачатки. В первом из них археспориальная клетка или образованные ею споры окружены мощной вегетативной частью нуцеллуса (рис. 244 В, 1), во втором — нуцеллус слабо развит, и археспориальная клетка или образовавшиеся из нее мегаспоры обычно располагаются субэпидермально (рис. 244 В, 2, 3). Между этими двумя типами семязачатков имеются переходные формы.

В отличие от голосеменных, семязачатки которых обычно имеют по одному хорошо развитому интегументу, у покрытосеменных их число варьирует. Наиболее распространены семязачатки с 2 интегументами. Их называют *битегмальными* (от лат. bi — дважды и tegmen — покров). Наружный

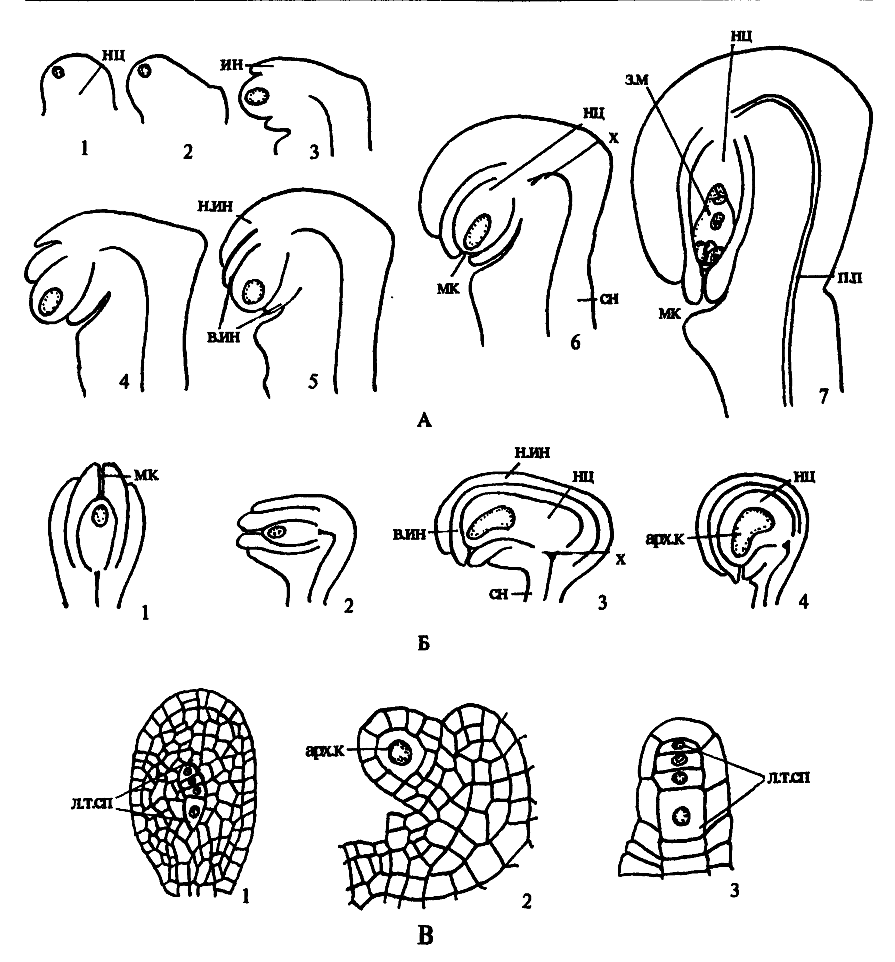


Рис. 244. Типы семязачатков: А — последовательные стадии развития анатропного семязачатка; Б: 1 — ортотропный семязачаток, 2 — гемитропный, 3 — кампилотропный, 4 — амфитропный; В: 1 — крассинуцеллятный семязачаток, 2, 3 — тенуинуцеллятные семязачатки.

Обозначения: арх.к — археспориальная клетка, в.ин — внутренний интегумент, з.м — зародышевый мешок, ин — интегумент, л.т.сп — линейная тетрада мегаспор, мк — микропиле, н.ин — наружный интегумент, нц — нуцеллус, п.п — проводящий пучок, сн — семяножка, х — халаза

интегумент, закладывающийся позднее внутреннего, в большинстве случаев развит сильнее. У многих растений, например, у березы, вереска, зонтичных семязачатки *унитегмальные*, так как имеют один покров, возникший либо вследствие слияния первоначально двух покровов, либо в результате

редукции одного из них. Лишь в крайне редких случаях семязачатки исходно однопокровные. Увеличение числа покровов до трех, встречающееся у некоторых растений, — следствие расщепления наружного покрова. Упрощение строения цветка, свойственное ряду растений-паразитов, часто сопровождается редукцией интегументов и образованием голых, или *атегмальных*, семязачатков.

Семяножка служит не только для прикрепления семязачатка к плаценте, но и для проведения в него из завязи питательных веществ. В нее из плаценты входит проводящий пучок, заканчивающийся в халазе и лишь в редких случаях продолжающийся в интегументах. Семяножка может быть очень короткой (иногда ее нет, и семязачаток называют сидячим) или длинной. У некоторых кактусов она закручивается вокруг семязачатка, у магнолии она спирально скручена в его основании.

Семязачатки классифицируют по их ориентации к плаценте, обусловленной особенностями взаимного расположения нуцеллуса и семяножки.

Различают несколько основных типов семязачатков.

Ортотропный (от греч. orthos — прямой и tropos — поворот, направление), или прямой, семязачаток расположен перпендикулярно к плаценте, при этом нуцеллус и микропиле находятся на одной прямой. Такие семязачатки характерны для перца, платана, роголистника, гречихи (рис. 244 Б, 1).

Анатропный (от греч. anatrope — перевернутый), или обратный, семязачаток изогнут в халазальной части так, что семяножка и нуцеллус расположены под острым углом одна к другому, а микропиле обращено к плаценте (рис. 244 А, 7). В анатропном семязачатке семяножка с одной стороны срастается с интегументом, образуя *семенной шов*, обычно выступающий на его поверхности в виде одностороннего валика. Этот тип семязачатка наиболее широко распространен у покрытосеменных.

Гемитропный (от греч. hemi — половина, «полу»), или полусогнутый, семязачаток, в отличие от анатропного, изогнут в халазальной части под прямым углом, нуцеллус расположен параллельно плаценте (губоцветные, пасленовые и др.) (рис. 244 Б, 2).

Кампилотропный (от греч. kampylos — изогнутый) семязачаток характеризуется изогнутостью и нуцеллуса, и интегументов (гвоздичные, гераниевые, вербеновые и др.) (рис. 244 Б, 3).

Реже встречаются *амфитропные* (от греч. amphi — оба) семязачатки, изогнутые посередине так, что на продольном срезе мегаспорангий (нуцеллус) имеет подковообразные очертания (рис. 244 Б, 4).

При наличии единственного семязачатка в завязи, он может быть прямостоячим, если прикреплен ко дну ее полости, или висячим, если он свешивается в полость с верхней части завязи.

3.3. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита

Наиболее важную роль в семязачатке играет нуцеллус, или мегаспорангий, в котором образуются мегаспоры и впоследствии развивается женский гаметофит.

Как уже было сказано, еще на ранней стадии развития семязачатка в нуцеллусе обособляется единственная археспориальная клетка (очень редко возникают 2 и более клеток), непосредственно превращающаяся в *мегаспороцит*. По размерам он больше остальных клеток нуцеллуса, имеет плотную цитоплазму и крупное диплоидное ядро. В результате редукционного деления ядра мегаспороцита возникают гаплоидные мегаспоры, составляющие *линейную тетраду* (рис. 244 В, 1, 3). Из самой нижней, сильно разрастающейся мегаспоры, в дальнейшем развивается женский гаметофит, а остальные мегаспоры отмирают (рис. 245 А).

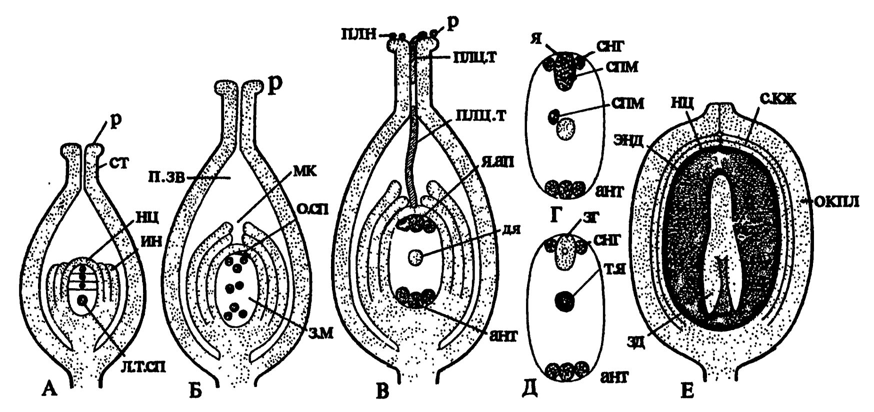


Рис. 245. Развитие зародышевого мешка, оплодотворение, строение односеменного плода: А — тетрада мегаспор; Б — 8-ядерный зародышевый мешок; В – дифференциация клеток внутри зародышевого мешка; Г — двойное оплодотворение; Д — образование зиготы и вторичного ядра зародышевого мешка; Е — односеменной плод в продольном разрезе.

Обозначения: ант — антиподы, д.я — диплоидное ядро, зг — зигота, зд — зародыш, з.м — зародышевый мешок, ин — интегументы, л.т.сп — линейная тетрада мегаспор, мк — микропиле, нц — нуцеллус, окпл — околоплодник, о.сп — 3 отмершие мегаспоры, п.зв — полость завязи, плн — пылинки, плц.т — пыльцевая трубка, р — рыльце, с.кж — семенная кожура, снг– синергиды, спм — спермий, ст — столбик, т.я — триплоидное ядро, энд — зндосперм, я — яйцеклетка, я.ап — ядерный аппарат

Женский гаметофит покрытосеменных называют *зародышевым мешком*. Он формируется следующим образом. Ядро увеличившейся в размерах мегаспоры митотически делится, возникшие 2 ядра расходятся к разным полюсам клетки. В ее центральной части формируется крупная вакуоль. При втором

делении образуются 4 ядра, при третьем — восемь. К началу клеточной дифференциации зародышевого мешка исходная клетка достигает значительных размеров (рис. 245 Б). Параллельно с ее ростом разрастается и весь семязачаток, нуцеллус, как правило, истончается, а иногда, как у сложноцветных, исчезает полностью, так как содержащиеся в нем питательные вещества расходуются на развитие заростка. От каждого полюса клетки в ее центральную часть отходит по одному ядру, которые впоследствии сливаются, образуя *диплоидное ядро* центральной клетки зародышевого мешка.

На микропилярном полюсе зародышевого мешка вокруг каждого из 3 оставшихся ядер обособляется цитоплазма, формируются оболочки и образуется яйцевой аппарат, состоящий из *яйцеклетки* и двух вспомогательных клеток — *синергид*. Яйцеклетка обычно крупнее, ее ядро находится в нижней части, под вакуолью, а в синергидах, наоборот, ядра располагаются в верхних частях клеток, над вакуолями. На халазальном полюсе зародышевого мешка таким же путем возникают 3 *антиподы* (рис. 245 В, Г).

Описанный, наиболее часто встречающийся 8-ядерный зародышевый мешок называют *моноспорическим*. Он образуется из одной (самой внутренней) мегаспоры тетрады. Однако 8-ядерные зародышевые мешки могут формироваться и другими способами (рис. 246). У лука после 1-го деления мейоза возникает диада клеток. Одна клетка дегенерирует. Ядро второй клетки делится митотически, образующиеся ядра расходятся к разным полюсам клетки. Каждое из этих ядер соответствует ядру одной из 2 мегаспор диады. Формирующийся из двуядерной клетки зародышевый мешок называют *биспорическим*. У адоксы мегаспорогенез вообще не сопровождается цитокинезом, и каждое из 4 образующихся ядер соответствует ядрам неразвившейся тетрады мегаспор. Возникший из такой 4-ядерной клетки зародышевый мешок называют *тетраспорическим*.

Эти примеры показывают, что у покрытосеменных растений существуют разные механизмы, ускоряющие развитие женского гаметофита. Другие отклонения в строении зародышевого мешка связаны с уменьшением или увеличением числа клеток и числа ядер, их плоидности. Особенно сильно варьируют числа антипод.

Таким образом, женский гаметофит покрытосеменных по сравнению с женскими гаметофитами всех других разноспоровых растений достиг крайней степени редукции. Он состоит из крупной диплоидной центральной клетки, окруженной оболочкой мегаспоры, и 6 находящихся внутри нее мелких клеток. Женский гаметофит покрытосеменных растений утратил архегонии, сохранив способность к формированию женской гаметы — яйцеклетки.

Естественно, возникает вопрос о возможности гомологизации зародышевого мешка с женскими заростками других разноспоровых растений. Все многочисленные точки зрения практически могут быть сведены к 3 основным.

Типы зародышевых мешков	Мегаспороцит	Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка					
		Деление ядер					Зародышевый мешок
		I	II	III	IV	V	
Моноспорический 8-ядерный зародышевый мешок							
Биспорический 8-ядерный зародышевый мешок							
Тетраспорический 8-ядерный зародышевый мешок							

Рис. 246. Разные типы формирования 8-ядерных зародышевых мешков

1. Зародышевый мешок — типичный гаметофит, состоящий из вегетативной части (синергид и антипод) и редуцированного архегония, от которого сохранилась одна яйцеклетка.

2. Зародышевый мешок имеет 2 редуцированных архегония, расположенных в микропилярной и халазальной его частях. При этом яйцеклетку считают гомологом одной из антипод. 2 синергиды и 2 антиподы рассматривают как шейковые канальцевые клетки, а полярные ядра — как ядра брюшных канальцевых клеток. Однако в настоящее время выяснено, что синергиды представляют собой сестринские клетки, а ядро яйцеклетки — сестринское одному из полярных ядер. Таким образом, эта гипотеза оказалась несостоятельной.

3. Зародышевый мешок — гомолог женского гаметофита остальных разноспоровых растений, так как возникает из мегаспоры, но он настолько видоизменился в процессе эволюции, что нецелесообразно пытаться найти гомологию между его отдельными структурами.

8-ядерный зародышевый мешок соответствует свободно-ядерной стадии развития женского гаметофита голосеменных и некоторых разноспоровых папоротников, например, сальвинии. При общности начальных стадий развития всех женских гаметофитов, конечные стадии развития зародышевого мешка сильно изменились и приобрели специфические особенности,

не имеющие гомологов среди голосеменных. В связи с этим, формирование зародышевого мешка можно рассматривать как следствие эволюционного ускорения, сопровождающегося утратой способности к образованию типичных архегониев и вегетативной части заростка. Кстати, этот процесс, хотя и в другом варианте, происходил и у гнетовых из отдела голосеменных, у которых отмечены все стадии развития женских заростков — от нормально развитого эндосперма с архегониями у эфедры до своеобразных гаметофитов, не имеющих архегониев, у гнетума и вельвичии.

3.4. Обоеполые и однополые цветки и их распределение на растениях

Сильная редукция заростков, свойственная покрытосеменным растениям, проявилась в потере ими не только вегетативных частей, но и половых органов — гаметангиев, однако сохранилась способность к спорообразованию и гаметогенезу — развитию мужских гамет — спермиев и женских — яйцеклеток. Ответственны за эти процессы тычинки и пестики. У большинства растений цветки имеют и то и другое. Эти цветки называют *обоеполыми.* Но нередко отсутствуют либо тычинки, либо пестики. Если нет тычинок, цветок называют пестичным, при отсутствии пестиков — тычиночным. Такие цветки называют *однополыми,* хотя в общебиологическом значении пола у цветков нет, так как нет половых органов. Тем не менее, вполне допустимо тычиночные цветки называть мужскими, а пестичные — женскими. Однополые цветки могут развиваться на одном и том же растении, например, у кукурузы, и на разных, например, у ивы, тополя, облепихи. В первом случае растения принято называть *однодомными,* во втором — *двудомными,* однако точнее было бы говорить об однодомных и двудомных цветках, а не растениях.

В некоторых случаях морфологически обоеполые цветки функционируют как однополые. Так, у песчанки длиннолистной и качима высочайшего цветки одних растений имеют редуцированные или недоразвитые тычинки, а цветки других растений имеют пестики, утратившие способность к образованию семязачатков. Естественно, такие цветки занимают промежуточное положение между мужскими и женскими.

Приведенными примерами не ограничивается перечисление типов распределения полов. Есть немало растений, имеющих на одних и тех же особях разные типы цветков. Если сосуществуют рядом обоеполые и тычиночные (мужские) цветки, как у многих зонтичных, это явление называют *андромоноэцией.* У сложноцветных нередко встречается *гиномоноэция*: на одном растении развиваются обоеполые и пестичные (женские) цветки.

При *андродиэции* мужские и обоеполые цветки находятся на разных особях, как у чемерицы, при *гинодиэции* женские и обоеполые цветки развиваются на разных особях, как у некоторых гвоздичных. Некоторым гинодиэцичным видам свойствен половой диморфизм: обоеполые цветки

более крупные, чем женские. Наряду с двудомностью растений, имеющих два разных типа цветков, встречается и трехдомность — *триэция*. Например, у смолевки и некоторых видов мыльнянки обоеполые, женские и мужские цветки встречаются только на разных особях. У *полигамных* растений (огурец, кабачок и другие тыквенные) обоеполые, мужские и женские цветки развиваются на одном растении.

Все эти особенности строения цветков создают их еще большее морфологическое разнообразие и имеют важное значение при опылении.

Глава 18

Цветение и опыление

Между формированием элементов цветка и образованием семян и плода, после чего цветок, как репродуктивный побег, перестает существовать, всегда есть промежуток времени разной продолжительности, в течение которого происходят 3 важнейших, тесно связанных между собой процесса: цветение, опыление и оплодотворение.

1. Цветение

Цветение — готовность цветка к восприятию попадающей на рыльце пестика пыльцы.

В типичных случаях цветение начинается с раскрывания бутона: листочки околоцветника раздвигаются в связи с некоторым разрастанием цветоложа, часто при этом они отгибаются наружу, из цветка выступают тычинки и пестик или только его столбик. О начале цветения легче всего судить по актиноморфным цветкам со свободнолепестными венчиками, которые полностью открываются, как у лютика, земляники, герани. Но и у цветков со сростнолистным околоцветником тычинки и столбики пестиков тоже в той или иной степени выступают из трубки венчика и становятся доступными опылителям. Такие открытые при цветении цветки называют *хазмогамными*.

Цветение продолжается обычно до осуществления опыления, а в некоторых случаях — и до оплодотворения яйцеклеток. Кактус «Царица ночи» цветет несколько часов. У некоторых растений с более или менее продолжительным цветением цветки могут закрываться на определенное время суток. Так, как уже было сказано ранее, цветки белой кувшинки открываются только днем, а цветки душистого табака — вечером.

По окончании цветения цветки увядают, их чашечки и венчики обычно опадают. У гвоздики венчик закрывается. У некоторых растений чашелистики остаются.

Большинство многолетних растений цветут и плодоносят в течение жизни многократно. Эти растения называют *поликарпическими* (от греч. poly — много и karpós — плод). Однолетние, двулетние и некоторые многолетние растения (агава, бамбук, дикий сахарный тростник, некоторые пальмы) цветут один раз в жизни, после чего обычно отмирают. Это *монокарпические*

растения. В течение многих лет они пребывают в вегетирующем состоянии, накапливая запасные вещества, за счет которых образуют мощные цветоносные побеги, имеющие многочисленные цветки и дающие обильные плоды.

2. Опыление

Опыление — перенос пыльцевых зерен на рыльце пестика. Этот процесс может происходить с помощью разных факторов, как биотических, так и абиотических.

В классических работах по экологии опыления различают 2 понятия: *автогамию*, или самоопыление, при котором на рыльце попадает пыльца того же цветка, и *аллогамию* — перенос пыльцы с одного цветка на другой. Если цветки находятся на одном растении, опыление называют *гейтеногамией*, если на разных — *ксеногамией*.

Резких различий между этими вариантами опыления нет. Гейтеногамия генетически эквивалентна автогамии, но требует участия тех или иных опылителей в зависимости от строения цветка. В этом отношении она сходна с ксеногамией. В свою очередь ксеногамия может быть идентична автогамии, если опыляемые растения принадлежат одному клону, то есть возникли вследствие вегетативного размножения одной материнской особи. В качестве примера обычно приводят сусак зонтичный.

В связи с этим в учебной литературе опыление сводят к 2 типам: автогамии, или *самоопылению*, и *перекрестному* опылению.

Успех или неудача опыления и последующего оплодотворения зависят от физиологической совместимости или несовместимости скрещивающихся пар. Совместимость — понятие сложное, предполагающее определенные взаимоотношения между пыльцевыми зернами, поверхностью рыльца, ростом пыльцевых трубок, оплодотворением. Большое значение имеют секретируемые поверхностью рыльца вещества, которые могут стимулировать или ограничивать рост пыльцевых трубок. На рыльце находятся обычно пыльцевые зерна разных растений, ферменты которых тоже играют важную роль в развитии пыльцевых трубок. Бывает, что трубки чужеродной пыльцы растут быстрее пыльцевых трубок данного вида растения. Будучи вытесненными быстро растущими пыльцевыми трубками чужеродной пыльцы, они не достигают зародышевого мешка и часто не успевают образовать спермии. В этом случае оплодотворение не произойдет.

2.1. Самоопыление, или автогамия

Этот тип опыления свойствен только обоеполым цветкам. Автогамия может быть случайной и регулярной. *Случайная автогамия* — нередкое явление. Трудно перечислить все факторы, способствующие ее осуществлению.

Важно только, чтобы была физиологическая совместимость пыльцевых зерен и рыльца.

Регулярная автогамия может быть гравитационной, если пыльцевое зерно в силу своей тяжести падает на рыльце из находящегося над ним пыльника. Переносчиками пыльцевых зерен внутри цветка могут быть капли дождя, мелкие насекомые — трипсы, поселяющиеся в цветке. Чаще всего встречается *контактная автогамия*, при которой вскрывающийся пыльник соприкасается с рыльцем пестика (копытень). Автогамия тесно связана с временным фактором и условиями среды. У лобелии Дортманна она происходит перед цветением, хотя у нее развиваются хазмогамные цветки с внешними атрибутами для привлечения опылителей.

У мышехвостника малого самоопыление происходит в первую половину цветения, позднее оно невозможно. В цветках, в которых самоопыление осуществляется до цветения, часто редуцируются те или иные элементы. Крайнюю степень такой редукции представляют *клейстогамные* цветки. У кислицы — типичного травянистого растения хвойного леса с довольно крупными (до 1,5 см диаметром) беловато-розовыми хазмогамными цветками — примерно через месяц после цветения, когда в их завязях уже развиваются семена, появляются мелкие (до 3 мм) клейстогамные цветки с околоцветником в виде мелких чешуек. Важная особенность клейстогамного цветка в том, что в нем никогда не вскрываются пыльники, но из находящихся в них пыльцевых зерен вырастают пыльцевые трубки, прободающие стенку пыльника и растущие в сторону рыльца, нередко изгибаясь при этом. Рыльце часто находится на верхушке завязи, столбика нет. Примерно так же происходит самоопыление у фиалки удивительной.

Встречаются и подземные клейстогамные цветки, как у арахиса, плоды которого («земляные орехи») созревают под землей.

Нередко клейстогамия имеет факультативный характер и появляется у растений только в определенных погодных условиях. Это встречается у частухи подорожниковой, росянки, ковыля, у которого клейстогамные цветки развиваются при почвенной засухе и пониженной температуре. У пшеницы в теплую влажную погоду формируются хазмогамные цветки, а в засушливую и жаркую — клейстогамные.

В большинстве случаев клейстогамия возникает в нестабильных условиях обитания, неблагоприятных для перекрестного опыления.

Есть основания считать, что самоопыление, в каком бы варианте оно не осуществлялось, — явление вторичное, возникшее из ксеногамии.

2.2. Морфологические особенности цветков, облегчающие перекрестное опыление

Самоопыление и перекрестное опыление, как сказано выше, возможны при совместимости пыльцевых зерен с рыльцем пестика того же цветка

или физиологической совместимости скрещивающихся пар. Генетически перекрестное опыление более благоприятно, чем самоопыление, не случайно поэтому растения имеют ряд приспособлений, способствующих перекрестному опылению и препятствующих самоопылению. Это однополость цветков, двудомность растений, дихогамия и гетеростилия.

Если однополые цветки развиваются на одном растении, их опыление может происходить по типу гейтеногамии. Двудомность растений, при которой пестичные и тычиночные цветки находятся на разных особях, часто удаленных одна от другой, исключает возможность самоопыления. Такие растения могут опыляться только перекрестно. Однако при андромоноэции, гиномоноэции, при которых на одном растении могут быть и обоеполые, и однополые цветки, теоретически возможны оба варианта опыления.

Большое значение имеет *дихогамия* (от греч. dicha — отдельно, и gamos — брак). Это разделение функций по времени, допускающее, однако, развитие семян в каждом цветке.

Дихогамию объясняют разновременностью достижения зрелости тычинками и пестиками одного цветка. Она проявляется в двух вариантах: *протоандрии* и *протогинии*. В первом случае пыльники созревают и вскрываются, высыпая пыльцу раньше, чем рыльце пестика того же цветка готово к ее восприятию. Во втором случае, наоборот, развитие пыльцы задерживается по сравнению с рыльцем. Наиболее распространена протоандрия. Это связано с особенностями формирования цветка: зачатки тычинок появляются на цветоложе раньше зачатков плодолистиков и развиваются быстрее.

Протоандричны цветки гвоздичных, колокольчиковых, сложноцветных и других растений. Протогиния встречается у крестоцветных, барбарисовых, кувшинковых, жимолостных, многих ветроопыляемых растений, у которых заблаговременная готовность рыльца создает возможность очень быстрого опыления ветром.

В типичных случаях дихогамия предполагает последовательную смену двух функционально однополых стадий. Однако встречается и частичная дихогамия, когда рыльце готово к опылению до вскрывания пыльников, то есть такой цветок является функционально женским, или пестичным. Затем, после вскрывания пыльников — гермафродитным, обоеполым, а позднее, уже после оплодотворения — функционально мужским, или тычиночным. Однако такая трехстадийность цветка встречается редко.

Гетеростилия — разностолбчатость (от греч heteros — другой и stylos — столб). Это одно из проявлений гетероморфизма. Классическим примером диморфных цветков служат цветки первоцвета со спайнолистным околоцветником (рис. 247). Диморфные цветки развиваются на разных особях. У длинностолбчатых цветков рыльце находится в зеве венчика, а тычинки — в глубине его трубки, в короткостолбчатых цветках — наоборот. Диморфизм проявляется не только в разных размерах столбиков и тычиночных

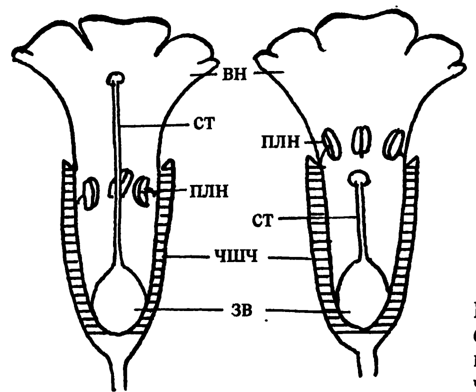


Рис. 247. Гетеростилия первоцвета. *Обозначения*: вн — венчик, зв — завязь, плн — пыльник, ст — столбик, чшч — чашечка

нитей, но и в наличии других признаков. У длинностолбчатых цветков сосочки на рыльце длиннее, чем у короткостолбчатых, пыльцевые зерна крупнее, с хорошо выраженной ультраскульптурой экзины. Диморфные цветки свойственны не только первоцветным, но также маревым, бурачниковым, кисличным, гречишным. Эффективное опыление возможно только между цветками разных форм. Более сложные сочетания признаков в триморфных цветках дербенника иволистного. Короткие, длинные и средних размеров столбики образуются в цветках разных особей. Тычинки в цветках каждой из них равны по длине столбикам двух других форм. Опыление происходит между двумя разными формами.

2.3. Абиотическое перекрестное опыление

Анемофилия — опыление ветром — встречается у многих древесных и травянистых растений.

Так как распространение пыльцевых зерен (мужских гаметофитов) с помощью ветра сопоставимо с распространением спор, из которых развиваются гаметофиты у всех архегониальных растений, вполне логично представление о первичности анемофилии у покрытосеменных. Однако большинство ботаников склонны считать первичным способом опыления у покрытосеменных не анемофилию, а *энтомофилию*, прежде всего — кантарофилию — опыление жуками. Кроме того, у типичных анемофильных покрытосеменных нередко встречается яркая окраска прицветников и околоцветника, рудименты нектарников и другие признаки, служащие для привлечения опылителей. Наличие у некоторых анемофильных растений скульптурированных пыльцевых зерен, свойственных энтомофильным растениям, тоже свидетельствует о вторичности ветроопыления.

Неоднозначное решение вопроса о первичности или вторичности анемофилии привело к появлению гипотезы, доказывающей, что первые по-

30 Зак. 53

крытосеменные не были дифференцированы по способам опыления. Это произошло позднее в процессе эволюции. Важно и то, что в палеонтологической летописи энтомофильные и анемофильные цветки встречаются очень рано и часто.

Анемофилия современных покрытосеменных — весьма специализированный способ опыления, коррелирующий с особым типом строения цветков. Многие анемофильные растения, особенно древесные, цветут до появления листьев. Цветки могут быть обоеполыми и однополыми, растения однодомными и двудомными; околоцветник невзрачный из пленок или чешуек, у некоторых растений цветки голые. Пыльники и рыльца выступают из цветка, рыльца часто рассечены (рис. 242 Н, О), что способствует увеличению поверхности, воспринимающей пыльцу.

Перенос пыльцы ветром не имеет строгой направленности, он в большой степени случаен. Поэтому есть основание предполагать, что растение должно продуцировать большое количество пыльцы. Однако, как видно из табл. 7, это не всегда так.

Таблица 7

Число пыльцевых зерен, продуцируемых анемофильными и энтомофильными растениями

Название растения	Способ опыления	Число пыльцевых зерен (тысячи)
Лещина обыкновенная	анемофилия	2 549
Бук лесной	анемофилия	637
Береза бородавчатая	анемофилия	7
Каштан конский обыкновенный	энтомофилия	452
Липа мелколистная	энтомофилия	44
Подорожник ланцетолистный	энтомофилия	11
Горец змеиный	энтомофилия	6

Среди анемофильных растений есть представители (лещина), продуцирующие миллионы пыльцевых зерен, у других (береза) их число измеряется всего несколькими тысячами. Так же варьируют по количеству пыльцы и энтомофильные растения.

Как правило, пыльцевые зерна анемофильных растений мелкие, диаметром (20–30)–40 мкм, сухие, легкие, не склеивающиеся в комочки, что облегчает их перенос ветром иногда на десятки километров. Обычно они содержат жир. Однако встречается и довольно тяжелая пыльца, запасающая крахмал. Такая пыльца разносится ветром на небольшие расстояния

и падает неподалеку от образовавшего ее растения. Это свойственно пыльце березы, дуба, граба. Вскрывание пыльников обычно происходит в теплую сухую погоду. При этом у некоторых растений (клещевина, крапива, злаки) пыльники «взрываются», и пыльца, активно выбрасываясь из них, быстро попадает в воздушные потоки на некотором расстоянии от цветка.

У других растений пыльца, наоборот, довольно долго остается в пыльнике. У березы, лещины, цветки которых собраны в сложные сережки, пыльцевые зерна задерживаются чешуйчатыми прицветниками и высыпаются лишь при раскачивании соцветий ветром.

Пыльца многих анемофилов быстро теряет жизнеспособность. В большой степени это связано с наличием у пыльцевого зерна тонкой, чаще всего гладкой экзины, плохо защищающей его от высыхания.

У анемофильных растений число семязачатков невелико, иногда в цветке развивается лишь один семязачаток. Это связано с особенностями распространения пыльцы, которая рассеивается поодиночке, не прилипая к рыльцам из-за отсутствия на их поверхности клейких веществ, свойственных энтомофильным растениям.

Малое число удерживаемых рыльцем пыльцевых зерен, немногочисленность образованных ими пыльцевых трубок, гибель некоторых из них в процессе роста объясняет то, что лишь небольшое число семязачатков может дать семена после процесса оплодотворения. В редукции числа семязачатков проявляется экономия материала, компенсируемая большим числом цветков.

Гидрофилия — опыление, происходящее с помощью воды. Она встречается либо у растений, целиком погруженных в воду, либо у растений, у которых цветки перед опылением поднимаются на поверхность воды.

В первом случае опыление осуществляется непосредственно в толще воды, как у взморника, роголистника. У взморника (зостеры) цветки распускаются под водой. Пыльцевые зерна тонкие, нитевидные, длиной до 2,5 мм. Они имеют интину, а экзина практически полностью редуцирована. Такое нитевидно-червеобразное зерно хорошо плавает и, достигнув рыльца, закручивается вокруг него. Гидрофильные растения имеют еще меньше шансов на опыление, чем анемофильные, поэтому у них в завязи развивается только один семязачаток.

У руппии опыление происходит на поверхности воды. После вскрывания пыльников пыльцевые зерна всплывают. Пылинка покрыта маслянистым слоем и похожа на желтую каплю. Так как рыльца у этого растения находятся на поверхности воды, пыльцевые зерна легко достигают их, осуществляя опыление. Элодея и валлиснерия цветут под водой. Их цветки расположены на длинных спирально закрученных цветоножках. У зрелых цветков цветоножки распрямляются, и цветки — мужские и женские — плавают на поверхности воды. При их случайном соприкосновении пыльца

из вскрывшихся пыльников мужских цветков попадает на лопасти рылец женских цветков, и происходит опыление.

У гидрофильных растений пыльца устойчива к намоканию и при погружении в воду не теряет жизнеспособности. Однако возможности опыления этих растений весьма ограничены. Обладая высокой регенерационной способностью, эти растения размножаются преимущественно вегетативно.

3. Биотическое перекрестное опыление

3.1. Общие особенности опыления

Биотическое опыление отличается от абиотического тем, что в этом процессе участвуют два живых организма — растение и представитель животного мира, для которого посещение цветка — одно из проявлений его жизнедеятельности. В процессе эволюции между этими организмами установились определенные взаимоотношения, которые и приводят к опылению.

Животные, выступающие в роли опылителей, весьма разнообразны, в связи с этим и способы опыления называют по-разному: *энтомофилия* — опыление насекомыми (пчелами, осами, шмелями, мухами, комарами, бабочками, жуками и др.); *орнитофилия* — опыление птицами; *хироптерофилия* — опыление летучими мышами и т. д. По мнению ряда ученых, опыление теплокровными животными было широко распространено в третичный период, а в настоящее время его следует считать реликтовым. По распространению на Земном шаре оно значительно уступает энтомофилии.

Не всякое посещение цветка тем или иным животным обязательно связано с опылением. Оно может быть случайным, а нередко и однократным. Ползая по цветку или соцветию, животное может перенести пыльцу с одного цветка на рыльце пестика другого цветка, то есть произвести опыление, но резко выраженной системы адаптаций к этому цветку у него нет. В связи с этим, существуют понятия о *главных* и *второстепенных опылителях*.

В первом случае опылитель активно достигает зрелых пыльников, принимая на спинку или другую часть тела пыльцу, переносит ее на рыльце пестика другого такого же цветка и возвращается за следующей порцией.

Во втором случае контакт с пыльником и рыльцем случаен, но пыльца может быть все же перенесена на другой цветок и при наличии физиологической совместимости пыльцевых зерен и рыльца образует пыльцевые трубки, достигающие зародышевого мешка, где может произойти оплодотворение.

3.2. Понятие об аттрактантах

Установление постоянных и взаимовыгодных отношений между цветком и опылителем основано на удовлетворении последним физиологических потребностей, прежде всего питания, источником которого служат продуцируемые цветком пыльца, нектар, жир и некоторые другие вещества. Это

так называемые первичные *аттрактанты* (от франц. attractions — привлекающий внимание). Вторичные аттрактанты указывают, где находятся первичные и, действуя на органы чувств опылителя, уточняют траекторию его полета. В этом отношении важную роль играют крупные размеры цветка или соцветия, яркие или необычные по форме околоцветники, запахи.

Первичные аттрактанты

Пыльца — наиболее распространенный аттрактант, однако ее нет в женских цветках. Это ценный питательный продукт, содержащий белок (16–30 %), крахмал (1–7 %), сахар (3–10 %), минеральные вещества (1–9 %), есть в ней и витамины. Отрицательное свойство пыльцевых зерен — наличие у них довольно толстой, скульптурированной экзины, которая не переваривается в пищеварительном тракте животного.

Пыльцу поедают млекопитающие, из насекомых — жуки, пчелы, осы, добывающие ее для питания личинок.

Для удовлетворения потребности опылителя в пище или для других целей пыльцы должно быть очень много. Так, цветки розы и мака, имеющие многочисленные тычинки, вырабатывают пыльцевые зерна, численность которых сопоставима с таковой у большинства анемофильных растений. В то же время цветки лютика, также имеющие многочисленные тычинки, продуцируют пыльцевых зерен гораздо меньше, так как они имеют еще один первичный аттрактант — нектар. Есть и другие растения с двумя источниками питания. Это бутылочное дерево и паркия, опыляемые летучими мышами. Число тычинок и образующихся из них пыльцевых зерен у этих растений невелико.

Эволюция опыления шла в направлении локализации небольшого количества пыльцы на минимальном по размерам и определенном по топографии участке тела опылителя. Наиболее удобная поза насекомого, при которой пыльца окажется лишь там, где это обеспечит успешное перекрестное опыление, зависит от строения цветка. Ч. Дарвин отмечал, что у бабочек пыльца прилипает к голове между глазами, а у пчел — к нижней части головы или к мембране, поддерживающей хоботок.

В процессе сопряженной эволюции цветка и опылителя выработалась определенная стандартность размеров и формы обоих объектов.

В этом отношении большой интерес представляет опыление шмелями цветков наперстянки. Зигоморфная трубка венчика по размерам соответствует размеру тела шмеля, хотя допустима и небольшая изменчивость ее параметров. Ряды волосков на внутренней поверхности трубки венчика ориентируют тело проникшего в нее шмеля так, чтобы его спинная сторона контактировала и с пыльниками, и с рыльцем.

У некоторых растений образуются 3 типа пыльников: питающие, производящие пыльцу, используемую насекомыми в пищу; продуцирующие

пыльцу только для опыления и не производящие пыльцу совсем, но облегчающие движение насекомого внутри цветка. Конечный результат этой линии развития представлен у двудомных растений, у которых женские цветки вообще не производят пыльцы.

Нектар, как и пыльцу, относят к первичным аттрактантам. Он содержит от 25 до 75 % сахаров (глюкоза, фруктоза, сахароза), аминокислоты, липиды, азотистые соединения. Нектар образуется в нектарниках (см. гл. 5, п. 6.1), и обычно остается в них до полного использования, но если его много, он перетекает в так называемые вторичные вместилища в виде длинных шпорцев (рис. 231 К). Выделение нектара подчинено определенному ритму, соответствующему периодичности процесса опыления. В цветках, опыляемых ночными насекомыми, ночью его много, днем — нет, и наоборот. Нектар доступен многим животным, не случайно его часто воруют те из них, которые могут прокусить основание околоцветника и достать нектар снаружи. Это нередко делают шмели и птицы. Однако не всегда такие «прокушенные» цветки с опустошенными нектарниками остаются неопыленными. Так, у марьянника из семейства норичниковых насекомые получают нектар через отверстие, которое они делают в венчике, но чтобы получить пыльцу, они должны проникнуть в трубку обычным путем.

К первичным аттрактантам относят также масла, которыми богаты норичниковые, ирисовые, орхидные и другие растения. На тычинках и поверхности пестика нередко образуются пищевые тельца — многочисленные волоски, богатые питательными веществами.

Вторичные аттрактанты

Цвет — один из самых распространенных вторичных аттрактантов, хотя разные животные воспринимают окраску цветков по-разному. Так, пчелы чувствительны к желтому, синему и фиолетовому цветам. Они посещают и красные цветки разных оттенков, воспринимая однако не красный цвет, а отраженные им ультрафиолетовые лучи. Белые цветки они воспринимают как сине-зеленые.

У некоторых растений существует дифференцированная окраска: например, трубка венчика и вход в нее могут иметь разные цвета. Нередко встречается пятнистая окраска. Пятна хорошо заметны на общем, другом цветовом фоне и служат «указателями нектара» или «нектарными дорожками».

Если у растения нет цветового аттрактанта, то обычно существует второй, столь же распространенный в природе, — *запах*. У резеды с невзрачными зеленоватыми цветками только он и привлекает опылителей.

На образование запаха растение расходует много энергии, источником которой служит крахмал, подвергающийся гидролизу. Этим объясняется исчезновение крахмала в период цветения. Выделяемая цветком тепловая

энергия способствует распространению пахучих веществ вверх, привлекая опылителей больше, чем их нисходящие токи.

Характер запаха зависит от содержащихся в нем веществ. Запах, не имеющий сходства с другими запахами вне сферы окружения цветка, называют абсолютным. Этот запах функционирует только в рамках взаимоотношения опылителя и цветка.

Имитирующий запах, копирующий какой-то другой абсолютный запах, вызывает цепь сенсорных реакций, которая наследственно закреплена у насекомого.

Имитирующие запахи составляют основу обманного поведения растения. Так, один из видов семейства ароидных из рода арум обладает запахом, привлекающим самок мелких кровососущих насекомых, воспринимающих его как запах кожи. Мух привлекают трупные запахи. Интересная обманная специализация опыления характерна для офриса пчелоносного из семейства орхидных. Запах, форма и окраска цветков, имитирующие самок некоторых пчел, возбуждает половые инстинкты самцов. Садясь на цветки, они производят на них те же движения, как при совокуплении. Покидая цветок, самец-опылитель несет на головке поллинарий, оставляя его на рыльце пестика другого цветка и осуществляя, таким образом, перекрестное опыление. Посещение цветков, а соответственно, и опыление прекращаются, когда появляются самки этих пчел, которые развиваются позднее самцов.

Соцветия как аттрактанты

Опылители, особенно пчелы, вырабатывают постоянство в посещении цветков одного вида и посещают их по возможности длительное время. В этом отношении важную роль играют соцветия, заметные издали благодаря крупным размерам. Насекомые очень долго остаются на соцветии, переползая с одного цветка на другой. Собрав пыльцу, они улетают, но возвращаются снова. Цветки в соцветии раскрываются неодновременно, и посещение их опылителями может продолжаться долго, тем более, что они не затрачивают сил на поиски другого соцветия, пока оно не отцветет. Некоторые соцветия, как уже было сказано, издали похожи на один крупный цветок — антодий.

Взаимоотношения между соцветиями и опылителями иногда очень сложные и не ограничиваются одним опылением. Примером этого может служить сиконий — соцветие инжира. Это растение, широко культивируемое в странах с теплым климатом. Его цветки опыляют только мелкие осы — бластофаги. Очень мелкие цветки расположены на поверхности внутренней полости грушевидного сикония, открывающегося наверху отверстием, прикрытым чешуйками. У инжира 3 типа цветков: мужские, женские с короткими столбиками, образующими галлы (ненормальные разрастания, возникающие на любой части растения), и женские цветки с длинными столбиками (рис. 248). Мужские и галловые цветки находятся в одном,

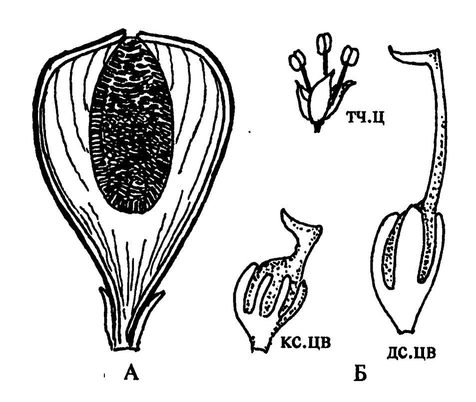


Рис. 248. Соплодие и цветки инжира: А — соплодия; Б — отдельные цветки. *Обозначения*: дс.цв — длинностолбчатый цветок, кс.цв — короткостолбчатый цветок, тч.ц — тычиночный цветок

длинностолбчатые женские — в другом соцветии. У дикорастущих особей соцветия обоих типов находятся на одном растении, у культурных форм соцветия с длинностолбчатыми женскими цветками — на деревьях, называемых фигами, а соцветия другого типа — на деревьях-каприфигах.

Осы проникают через отверстие в каприфигу и откладывают яйца в семязачатки галловых цветков. Летом из них развиваются взрослые осы. Их мужские особи бескрылые, живут несколько часов и, оплодотворив самку, погибают. Оплодотворенные самки выползают из каприфиги, касаясь при этом многочисленных тычиночных цветков, высыпающих на них пыльцу. Найдя другие сиконии (фиги), обсыпанные пыльцой самки проникают в них и опыляют длинностолбчатые женские цветки. Так как яйцеклад у бластофаги короче столбика, они не могут отложить яйца в семязачатки. Из этих соцветий развиваются сочные соплодия — фиги, с очень мелкими плодиками внутри.

Выйдя из сикония, самки ищут другой (осенний) сиконий — каприфигу и откладывают яйца в галловые цветки. В этой каприфиге бластофаги зимуют, и на следующий год все повторяется снова. Таким образом, бластофаги не только опыляют цветки инжира, но и проходят в его соцветиях все этапы своего развития.

До сих пор основное внимание было уделено опылителям-насекомым.

Опыление птицами — *орнитофилия* — преимущественно встречается в тропиках и внетропических областях южного полушария, а также в Австралии, Южной Америке, Южной Африке.

Птицы не воспринимают запах, поэтому вторичными аттрактантами для них служат цвет и пестрая окраска. В отличие от пчел птицы предпочитают красный цвет. Питаются они нектаром, высасывая его длинным клювом, не садясь на цветок. Среди птиц-опылителей распространены колибри, цветочницы, нектарницы, птицы-медоносы, попугаи лори и другие. Орнитофилия характерна для эвкалипта, канны, фуксии, алоэ, некоторых кактусов.

Хироптерофилия — опыление летучими мышами — также распространена в тропических областях Земного шара. Летучие мыши опыляют ночью и в сумерках тусклые, зеленовато-желтые или коричневые цветки, раскрывающиеся вечером. Цветки и соцветия крупные, с прочным околоцветником и толстыми цветоножками и цветоносами. Они часто имеют неприятный запах, имитирующий запах самих летучих мышей. Хироптерофилия свойственна деревьям, кустарникам, реже — травянистым растениям. Летучие мыши опыляют цветки представителей семейств баобабовых, миртовых, бигнониевых, агавовых, кактусовых и других. Известны случаи опыления и нелетающими млекопитающими — лемурами и сумчатыми.

4. Лабильность опыления

Тесная взаимосвязь между насекомыми и цветками, выработавшаяся у них в процессе сопряженной эволюции, нередко дает сбои. Например, холодная дождливая погода не благоприятствует энтомофилии, так же как безветренная погода — анемофилии. У представителей близкородственных растений вообще могут быть разные способы опыления. Энтомофилия и анемофилия отмечены у разных видов клена, подорожника и других растений. Крупные ярко-белые цветки грушанки круглолистной, имеющие хорошо развитый нектарник, явно обладают всеми признаками энтомофилии, однако в местах естественного произрастания наряду с опылением насекомыми грушанка опыляется и ветром.

При переходе от одного способа опыления к другому большое значение имеют изменения, происходящие с пыльцевыми зернами. У энтомофильных растений, как уже было отмечено, пыльцевые зерна крупные, покрытые клейким веществом — пыльцевым клеем, часто они собраны в тетрады, полиады и просто комочки. С невостребованных для опыления пыльцевых зерен исчезает клейкое вещество, пыльца становится сухой, комочки рассыпаются. Такие пыльцевые зерна легко разносятся ветром.

У анемофильных растений пыльцевые зерна сухие и легкие, но у некоторых растений рыльце выделяет большое количество клейкого вещества, которого хватает на смачивание части тела насекомого и прилипания к нему пыльцы.

Широко распространен и переход от перекрестного опыления к самоопылению, что связано с недостатком насекомых. Поэтому такие обычные для областей с умеренным климатом энтомофильные растения, как тимьян, первоцвет, камнеломка и другие в Арктике нередко оказываются автогамными.

Таким образом, изучение покрытосеменных показало, что всем им свойственна высокая подвижность, или лабильность, опыления, способность

29 Зак. 53

переходить в зависимости от условий от перекрестного опыления к самоопылению и наоборот. Ч. Дарвин (1876), серьезно занимавшийся вопросами опыления цветковых растений, писал, что постоянное самоопыление вредно. Позднее это объяснили тем, что самоопыление повышает степень гомозиготности и замедляет микроэволюцию. Перекрестное опыление и перекрестное оплодотворение имеют важное значение, обусловленное большой генетической изменчивостью, создаваемой в результате постоянной рекомбинации генов, что приводит к увеличению гетерозиготности. Самоопыление способствует изоляции новых форм, сохраняя их от дезинтеграции, в то время как любая комбинация признаков при свободном скрещивании, будет вскоре распадаться и не сможет быть удержана потомством (И. И. Шмальгаузен).

Глава 19

Особенности оплодотворения, развитие зародыша и эндосперма

1. Общие особенности оплодотворения

В отличие от голосеменных, у которых промежуток времени между опылением и оплодотворением весьма продолжителен (у сосны около 1,5 лет, у других растений — от 1 месяца до полугода), у большинства покрытосеменных он обычно очень короткий, измеряется днями, часами и даже минутами, например, у груши — 5 дней, у скерды — 40–50 минут, у кок-сагыза — 15–30 минут. Однако у березы он длится до 4 месяцев, а у некоторых видов дуба — до одного года.

Пыльцевое зерно, перенесенное на рыльце пестика тем или иным способом, прорастая, образует пыльцевую трубку, которая растет внутри стилодия, по поверхности выстилающей его канал особой проводниковой ткани, в самой этой ткани, а также в межклетниках других тканей, раздвигая плотно соединенные клетки (рис. 249). Дойдя до семязачатка, она проникает в зародышевый мешок через микропиле (*порогамия*), через интегументы и нуцеллус (*мезогамия*) или через халазу (*халазогамия*).

В растущую пыльцевую трубку из пыльцевого зерна входят ядро сифоногенной клетки и спермиогенная клетка или спермии, если пыльцевое зерно было трехклеточным. Спермиогенная клетка делится, образуя два спермия (рис. 250 А). Пыльцевых трубок может быть несколько, в зародышевый мешок тоже входит более одной пыльцевой трубки, но в оплодотворении, как правило, участвуют спермии лишь одной из них. Проникнув в зародышевый мешок (рис. 250 Б), пыльцевая трубка изливает свое содержимое вблизи яйцевого аппарата, чаще всего в синергиду, которая при этом разрушается. Другая синергида сохраняется еще некоторое время. Один из спермиев соединяется с яйцеклеткой, образуя зиготу, второй — направляется ко вторичному ядру зародышевого мешка и сливается с ним, образуя триплоидное ядро (рис. 245 Г, Д; 250 В).

Особенности поведения спермиев внутри зародышевого мешка были впервые описаны С. Г. Навашиным в 1898 г. Он назвал этот процесс *двойным оплодотворением*.

Деления диплоидного ядра зиготы и триплоидного ядра центральной клетки начинаются либо через несколько часов после оплодотворения, как

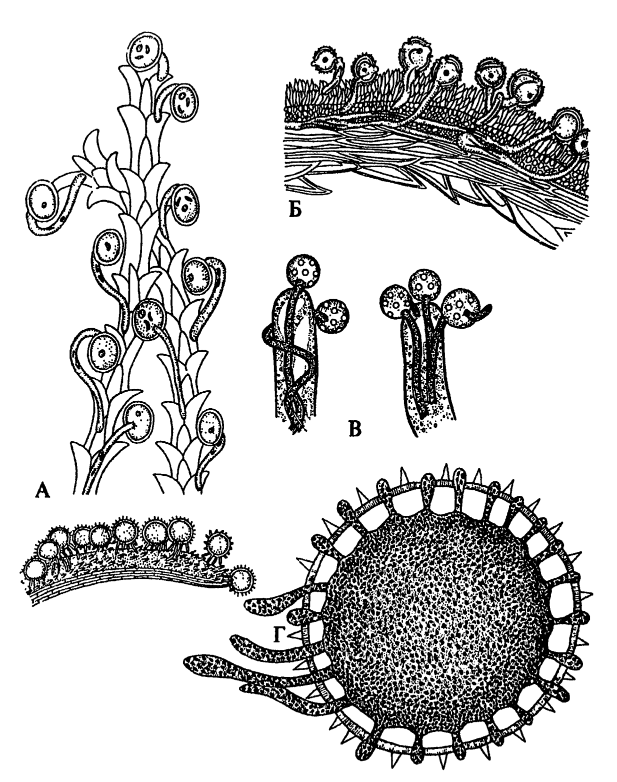


Рис. 249. Прорастание пыльцы на рыльце разных растений: А — прорастание пыльцы ржи на волосках рыльца ржано-пырейного гибрида; Б — прорастание пыльцы на рыльце кок-сагыза; В – прорастание пыльцы на волосках рыльца свеклы; Г — прорастание пыльцы на рыльце хатьмы

у кок-сагыза, либо спустя несколько дней, недель и даже месяцев, как у безвременника. После оплодотворения зародышевый мешок разрастается. Этому способствует приток питательных веществ из нуцеллуса и интегументов. Вместе с этим увеличиваются и размеры семязачатка. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш спорофита, а триплоидное ядро дает начало *эндосперму* (рис. 245 Е). Схема цикла развития покрытосеменного растения показана на рис. 251.

Первым обычно делится триплоидное ядро зародышевого мешка. По характеру развития различают 2 основных типа эндосперма: *ядерный*, или *нуклеарный*, и *клеточный*, или *целлюлярный*. Ядерный тип характеризуется тем, что сначала образуются многочисленные ядра, свободно лежащие с цитоплазме зародышевого мешка. Эта стадия впоследствии сменяется клеточной, так как вокруг каждого ядра обособляется цитоплазма и формируется оболочка.

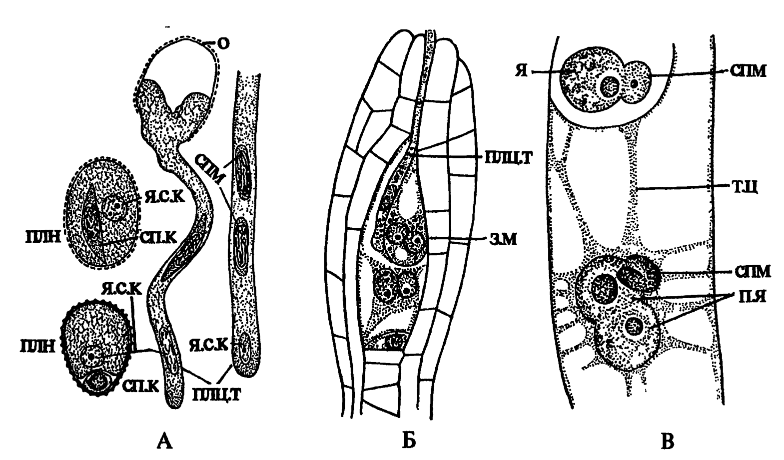


Рис. 250. Пыльцевые зерна и оплодотворение: А — пыльцевые зерна и пыльцевые трубки; Б — зародышевый мешок (з.м) с вошедшей в него пыльцевой трубкой; В — слияние одного из спермиев с яйцеклеткой (я), а другого — с полярными ядрами (п.я).

Обозначения плн — пылинки (пыльцевые зерна), плц.т — пыльцевая трубка, полярные ядра, сп.к — спермиогенная клетка, спм — спермии, т.ц — тяжи цитоплазмы, я — ядро яйцеклетки, я.с.к — ядро сифоногенной клетки

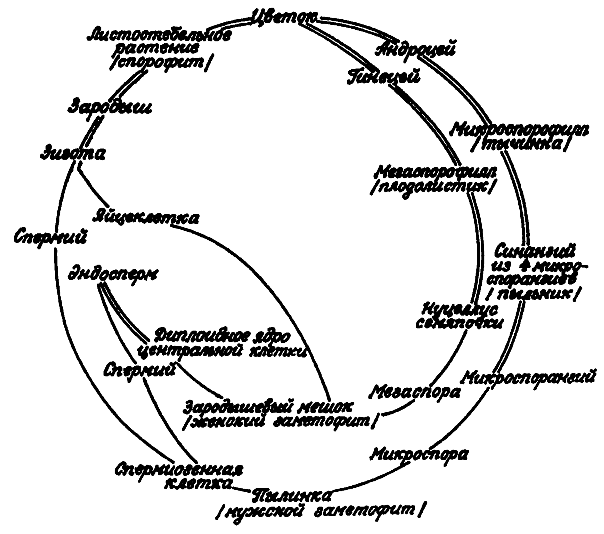


Рис. 251. Схема цикла развития покрытосеменного растения

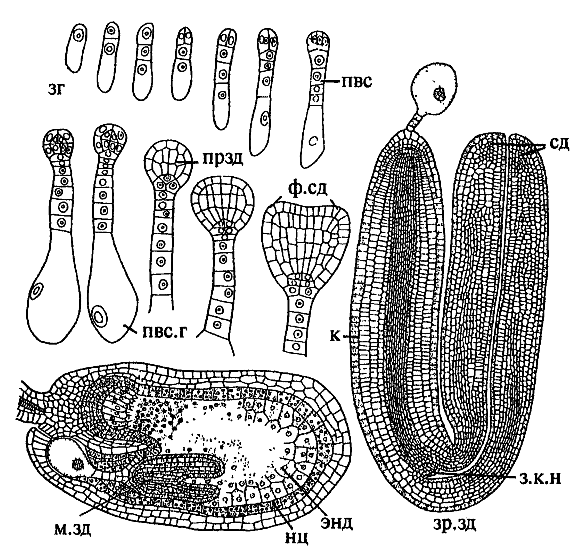


Рис. 252. Последовательные стадии формирования зародыша пастушьей сумки. *Обозначения*: зг — зигота, з.к.н — зачаток конуса нарастания будущего побега, зр.зд — зрелый зародыш, к — зародышевый корень, м.зд — молодой зародыш, нц — нуцеллус, пвс — подвесок, пвс.г — подвесочный гаусторий, прзд — предзародыш, сд — семядоли, ф.сд — формирование семядолей, энд — эндосперм

Образование клеток обычно происходит центростремительно: сначала возникают периферические, а затем — внутренние клетки эндосперма. При клеточном типе развития эндосперма каждое деление ядра сопровождается цитокинезом. Независимо от способа образования вполне сформировавшийся эндосперм состоит из довольно крупных клеток, накапливающих запасные вещества в виде крахмала, жиров, алейрона или гемицеллюлозы, которая откладывается в клеточных оболочках.

У некоторых растений по мере развития зародышевого мешка нуцеллус не полностью расходуется, а частично сохраняется, превращаясь в запасающую ткань — *перисперм*, состоящий из диплоидных клеток. Однако гибридный характер эндосперма дает ему преимущества перед другими запасающими тканями семязачатка в поддержании жизни зародыша, начиная с ранних этапов его развития.

Деление зиготы, приводящее к образованию зародыша, начинается обычно спустя некоторое время после начала развития эндосперма. Зигота имеет четко выраженную полярность. При ее первом делении образуются 2 клетки: богатая цитоплазмой апикальная и более крупная базальная. Из первой в результате ряда последующих делений образуется *зародыш*, а из второй — *подвесок*, способствующий продвижению зародыша в эндосперм (рис. 252).

Развитие зародыша осуществляется в 2 этапа. Сначала образуется *предзародыш* (*проэмбрио*), представляющий собой морфологически недифференцированное тело. По мере увеличения размеров предзародыша в нем закладываются зачатки вегетативных органов.

На примыкающем к подвеску полюсе предзародыша образуется зачаток зародышевого корня, а на противоположном полюсе — зачатки зародышевых листьев — семядолей, между ними впоследствии развивается конус нарастания будущего побега или вполне сформированная почечка. Между семядолями и корнем находится подсемядольное колено — гипокотиль.

Описанные процессы, а также преобразования интегументов в семенную кожуру (спермодерму) приводят к развитию из семязачатка семени, а из завязи — плода.

2. Апомиксис

Развитие зародыша, которому предшествует слияние мужской и женской гамет, называют *амфимиксисом* (от греч. amphi — с обеих сторон и mixis — смешение, слияние). Однако в некоторых случаях зародыш развивается и без полового процесса. Это явление называют *апомиксисом* (от греч. apo — без).

Апомиксис рассматривают как один из способов семенного размножения, а не простую аномалию полового процесса, тем более, что во многих случаях происходит вторая фаза двойного оплодотворения — слияние спермия с вторичным ядром зародышевого мешка, которое стимулирует деление клетки, образующей зародыш.

Классификация апомиксиса должна отражать не только многообразие вариантов его проявления, но и цитогенетическую неоднородность развивающихся зародышей, обусловленную плоидностью мегаспор, из которых формируются зародышевые мешки — женские гаметофиты.

При *эвспории* образуются гаплоидные мегаспоры вследствие редукционного деления ядра мегаспороцита.

При *апоспории* образуются диплоидные мегаспоры из мегаспороцита или какой-либо другой клетки археспория без редукционного деления их ядер.

Эти особенности спорообразования и составляют генетическую основу апомиксиса, редуцированного или нередуцированного.

Зародышевый мешок развивается нормально, только в первом случае все клетки яйцевого аппарата будут гаплоидными, во втором — диплоидными, а центральная клетка, соответственно, диплоидной или тетраплоидной.

Наиболее распространены 3 формы апомиксиса: *партеногенез*, *апогаметия* и *адвентивная эмбриония*.

Партеногенезом называют развитие зародыша из яйцеклетки, апогаметией — из синергиды или антиподы. При редуцированном апомиксисе зародыши в обоих случаях будут гаплоидными, при нередуцированном — диплоидными.

Гаплоидные зародыши мельче диплоидных. Выросшие из них растения недолговечны и, как правило, стерильны. Из диплоидных зародышей независимо от способа их образования развиваются вполне жизнеспособные растения, дающие нормальное потомство.

При адвентивной эмбрионии зародыши развиваются из каких-либо клеток нуцеллуса или интегумента и врастают внутрь рядом расположенного зародышевого мешка. В одних случаях адвентивная эмбриония носит постоянный характер, как у цитруса, в других — случайный, но всегда образуется несколько придаточный зародышей, что приводит к *полиэмбрионии*.

Полиэмбриония не всегда связана с апомиксисом. Она может быть следствием развития в одном семязачатке двух и более зародышевых мешков. Это встречается у растений с многоклеточным археспорием, образующим не один мегаспороцит. Кроме того, добавочные зародышевые мешки могут формироваться не из одной клетки тетрады, а из двух и более. Полиэмбриония нередко связана с нарушением деления клеток зиготы, а также с расщеплением зародыша на ранней стадии его развития. Таким образом, она может быть результатом и апомиксиса, и амфимиксиса.

Апомиксис широко распространен в природе. Он встречается у разных высших растений, в частности у мхов и папоротников, но особенно много апомиктов у покрытосеменных. Апомиксис установлен более чем у 300 родов из 80 семейств этого отдела. Часто, однако, растения представляют собой не *облигатные* (от лат. obligatus — обязательный) апомикты, так как наряду с ними известны и обычные амфимиктичные особи. Апомиксис широко распространен у двудольных растений, у которых перекрестное опыление почему-либо затруднено, обычно эти растения активно размножаются вегетативно.

Глава 20

Семя и плод

1. Общая характеристика семени

Связь редуцированного в той или иной степени женского гаметофита со спорофитом присуща всем разноспоровым высшим растениям. Однако наиболее тесная интеграция этих поколений, приведшая в итоге к образованию высокоспециализированных диаспор — семян — установилась только у голо- и покрытосеменных. Будучи главной составной частью семени, зародыш, развивающийся из оплодотворенной яйцеклетки, окружен тканью, депонирующей питательные вещества, и защищен плотными покровами. У большинства этих растений он покидает спорофит по достижении высокой морфологической дифференциации. Максимальная обезвоженность тканей обеспечивает длительную жизнеспособность семян. Наряду с этими общими признаками между семенами голосеменных и покрытосеменных растений есть и существенные различия. У тех и других запасающая ткань представлена эндоспермом: у голосеменных это гаплоидный женский заросток, у покрытосеменных — триплоидная гибридная ткань, не гомологичная женскому заростку. Еще одна особенность покрытосеменных — наличие дополнительной защиты зародыша, обеспечиваемой стенкой плода (*околоплодником*) — уникальной структурой, в образовании которой участвуют разные элементы цветка, но главная роль принадлежит завязи. Консистенция околоплодника и наличие на нем всевозможных выростов способствует распространению семян разными агентами.

Раздел ботаники, изучающий семена и плоды, называют *карпологией*.

Форма, размеры и окраска семян сильно варьируют. В большинстве случаев семена шаровидные, шаровидно-удлиненные, цилиндрические. Очень крупные семена (до нескольких сантиметров в длину) встречаются у некоторых пальм. Пылевидные семена размерами в несколько микрометров характерны для орхидных. Такие семена весят тысячные доли миллиграмма, в то время как у сейшельской пальмы — 20 кг. Окраска семян зависит от содержания тех или иных пигментов в эпидермальных клетках семенной кожуры, обычно преобладает антоциан.

В зрелом семени сохраняются некоторые особенности семязачатка, из которого оно развилось. На его поверхности часто заметно микропиле (иногда оно зарастает). Близ него находится *семенной рубчик* — место

отделения семяножки от зрелого семени (рис. 253 А). Если семя развилось из анатропного семязачатка, то от семенного рубчика, со стороны, противоположной микропиле, иногда видно валикообразное утолщение — *семяшов* — место срастания семяножки с семязачатком. Семена некоторых растений имеют придатки в виде мясистых, обычно ярко-окрашенных

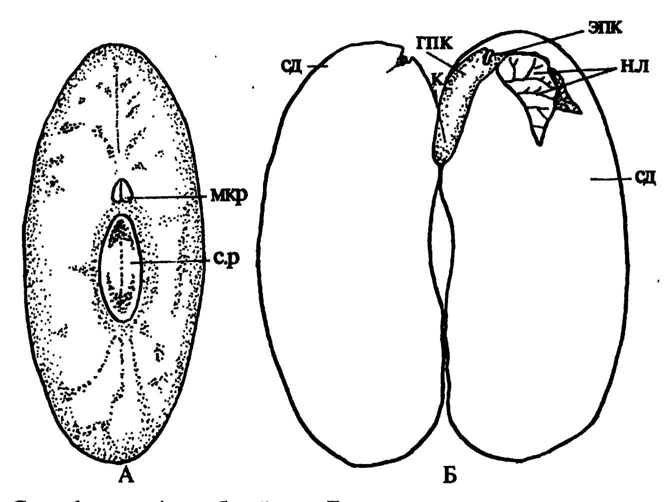


Рис. 253. Семя фасоли: А — общий вид; Б — развернутые семядоли
гпк — гипокотиль, к — корень, мкр — микропиле, н.л — настоящие листья, сд — семядоли, с.р — семенной рубчик, эпк — эпикотиль

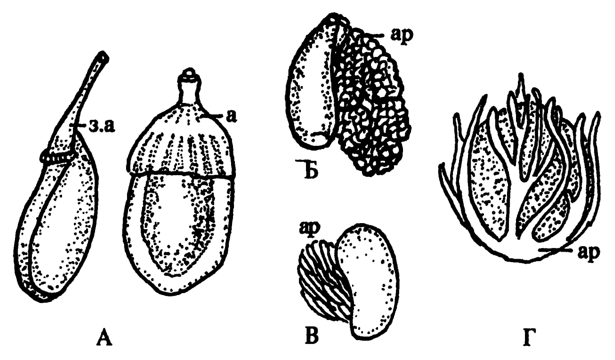


Рис. 254. Типы присемянников у разных растений
А — пассифлора ; Б — копытень канадский; В — чистотел; Г — мускатный орех.
Обозначения: а — ариллус, ар — ариллоид, з.а — зачаток ариллуса

выростов, богатых разными веществами: жирными маслами, протеинами, крахмалом, привлекающими животных, которые способствуют распространению семян. Обычно эти выросты называют *присемянниками*, или *ариллусами*, однако по происхождению они разные. Типичные ариллусы развиваются из семяножки, как у бересклета, пассифлоры (рис. 254 А), а выросты, образующиеся из интегументов в области микропиле, называют *карункулами*, или *ариллоидами* (рис. 254 Б–Г).

2. Зародыш

По степени морфологической дифференциации зародыши составляют 3 группы: хорошо *дифференцированные*, *недифференцированные* и *рудиментарные*.

Дифференцированный зародыш имеет зачатки всех вегетативных органов будущего растения: зародышевый корень, гипокотиль, семядоли.

У двудольных растений семядолей чаще всего 2, но нередко бывает более двух или одна. Зародыши яблони, клена, люпина иногда имеют 3–4 семядоли (поликотилия), которые, по-видимому, развиваются вследствие раннего расщепления их зачатков. У двудольных растений зародыш может быть и односемядольным, как у некоторых зонтичных, лютиковых, единственная семядоля которых образуется вследствие срастания (*синкотилии*) первоначально 2 семядолей, а у чистяка — путем недоразвития одной из них. У некоторых растений-паразитов со слабо дифференцированными зародышами семядолей вообще может не быть. Чаще всего семядоли цельные, реже расчлененные, как у липы. У борца они срастаются в основании, образуя трубку, внутри которой в дальнейшем развивается побег.

По форме зародыши двудольных могут быть прямыми (табак, клещевина, хурма) (рис. 255 А), согнутыми (куколь) (рис. 255 Д), спирально закрученными (повилика), подковообразными (пастушья сумка) (рис. 252), свернутыми наподобие плоской пружины (хмель) (рис. 255 Б) и другими. У некоторых растений между семядолями хорошо развита почечка, образующая зачатки настоящих листьев. У фасоли, например, хорошо сформированы первые настоящие листья (рис. 253 Б). Расположение зародышей более или менее постоянно: кончики их корней направлены к микропиле, через которое они выходят наружу при прорастании.

Для однодольных растений характерна одна семядоля. Об ее происхождении существуют разные гипотезы. Согласно одной из них, семядоля с самого начала закладывается терминально, то есть на конце оси, а зачаток почечки в этом случае оказывается латеральным (у двудольных, наоборот, почечка по отношению к семядолям терминальна). По другой гипотезе, имеющей больше сторонников, латеральное положение почечки у однодольных — следствие ее смещения наиболее развитой семядолей. Вторая

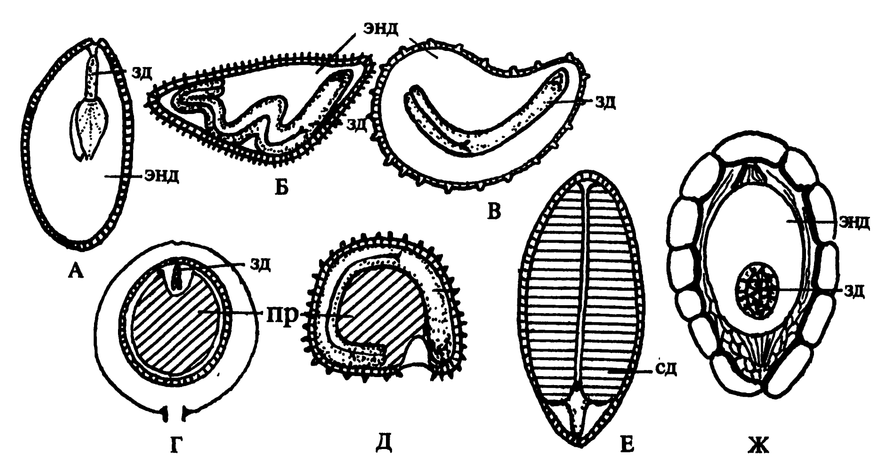


Рис. 255. Форма и расположение зародышей в семенах: А — хурма; Б — вьюнок; В — мак; Г — черный перец; Д — куколь; Е — зародыш бобовых растений; Ж — заразиха.
Обозначения: зд — зародыш, пр — перисперм, сд — семядоля, энд — эндосперм

семядоля задерживается в развитии и позднее становится неразличимой, а сам зародыш оказывается асимметричным (рис. 256 А). Спирально закрученный зародыш характерен для лука (рис. 256 Б).

Сторонники обеих гипотез пытаются объяснить, как развивается единственная семядоля однодольных, но не дают ответы на вопрос, почему это происходит. Существует, однако, мнение, что возникновение односемядольности в процессе эволюции связано с общим упрощением строения и сокращением онтогенеза.

Из однодольных растений наиболее сложно дифференцирован зародыш злаков. В семени он занимает боковое положение (рис. 256 Г). В нем развита почечка с несколькими зачатками листьев, самый наружный из которых с отверстием на конце представляет собой влагалище первого листа — *колеоптиль* (рис. 256 В). Единственная семядоля превращена в *щиток*, при прорастании семени играющий роль гаустория, передающего зародышу из эндосперма питательные вещества после их ферментативного растворения. С противоположной стороны от щитка находится небольшой вырост — *эпибласт*, который обычно считают недоразвившейся второй семядолей.

Зародышевый корешок, находящийся напротив почечки, хорошо развит и прикрыт защитной тканью — *колеоризой*. На гипокотиле, находящемся между почечкой и корешком, нередко закладываются зачатки придаточных корней (из двудольных они отмечены в зародыше недотроги, а в зародышевом корне огурца бывают зачатки боковых корней).

У растений с недифференцированными, или недоразвитыми, зародышами их дальнейшее развитие и увеличение размеров происходят внутри семени, но после отделения его от материнского организма и попадания в благоприятную среду. Такое замедленное развитие зародышей объясняют их низкой физиологической активностью. Рудиментарные, или редуцированные, зародыши, обычно представленные небольшой группой клеток, не дифференцируются и ко времени прорастания (рис. 255 Ж). Семена орхидных, освободившись от семенной кожуры, развивают своеобразное тело — *протокорм*, на котором впоследствии закладываются почки.

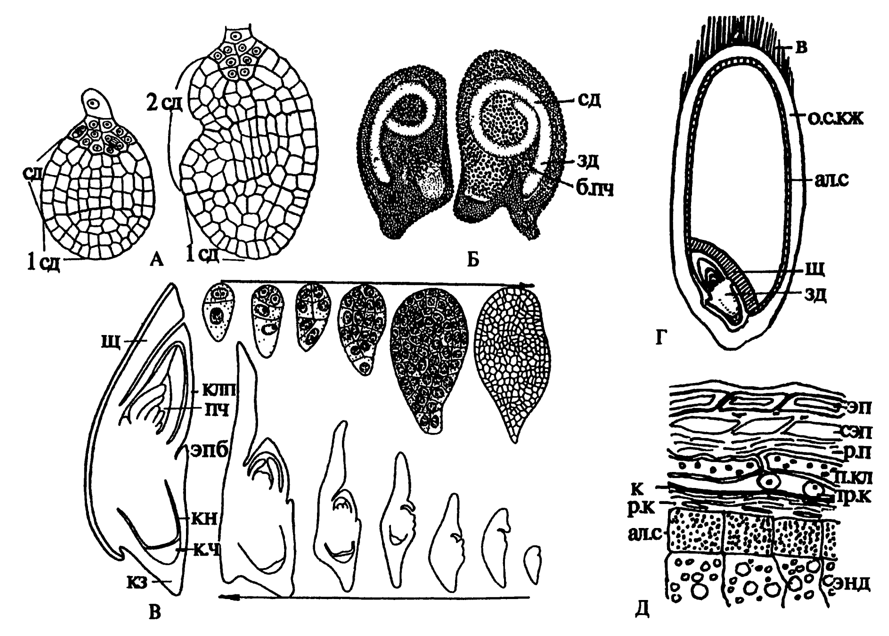


Рис. 256. Формирование и общий вид зародышей однодольных растений: А — ранние стадии развития зародыша ситника; Б — зародыш лука; В — последовательные стадии развития зародыша злака; Г — зерновка пшеницы в продольном разрезе; Д — часть зерновки с околоплодником и остатками семенной кожуры.

Обозначения: 1сд, 2сд, — зачатки двух семядолей, в дальнейшем развивается 1сд, ал.с — алейроновый слой, б.пч — зачаток будущей почечки, в — волоски, зд — зародыш, к — кутикула, покрывающая семенную кожуру, кз — колеориза, клп — колеоптиль, кн — корень, к.ч — корневой чехлик, о.с.кж — околоплодник и семенная кожура, п.кл — поперечные клетки, пч — почечка, р.к — разрушающиеся клетки интегумента, р.п — разрушающаяся паренхима, сд — семядоля, сэп — субэпидермальный слой, тр.к — трубчатые клетки, щ — щиток, эп — эпидерма околоплодника, энд — эндосперм, эпб — эпибласт

3. Запасающие ткани семян

По локализации запасных веществ семена составляют 4 группы:

1) белковые, имеющие эндосперм, который раньше называли белком из-за его белого цвета;
2) с эндоспермом и периспермом;
3) с периспермом;
4) с отложением запасных веществ непосредственно в зародыше.

Клетки триплоидного эндосперма имеют тонкие или очень толстые, роговидные оболочки, как у спаржи. Поверхность его обычно гладкая, но у представителей семейств ластовневых, пальм, ореховых в процессе созревания семян количество эндосперма увеличивается, он становится извилистым, морщинистым. Такой эндосперм называют *руминированным*. При наличии руминированного эндосперма увеличивается площадь контакта с окружающими его тканями и возрастает интенсивность обмена веществ между ними.

В эндосперме откладываются крахмал, как у злаков, гемицеллюлоза (хурма, настурция), белки, которые могут быть в виде аморфной клейковины (злаки) и алейроновых зерен. У клещевины они заполняют клетки вместе с касторовым маслом. Наружный слой эндосперма в семенах злаков и сложноцветных также содержит запасной белок — алейрон, поэтому его называют *алейроновым слоем*.

Перисперм — диплоидная ткань, развивающаяся из нуцеллуса. Он характерен для семян гвоздичных, маревых. У кубышки, кувшинки эндосперма немного, в него погружен зародыш, большая же часть семени занята периспермом, который выполняет функции запасающей ткани. При прорастании семян эндосперм поглощает из перисперма питательные вещества и передает их зародышу. У многих растений из семейств осоковых, гречишных, гвоздичных крахмалосодержащие клетки эндосперма или перисперма отмирают, у других растений эндосперм долго остается живым и даже содержит хлоропласты, как и зародыш бобовых, липовых, крестоцветных.

Безбелковые семена свойственны бобовым, сложноцветным, крестоцветным. Многие из них не имеют даже остатков эндосперма, но накапливают большое количество алейрона и крахмала в семядолях зародыша, которые становятся мясистыми, как у фасоли, гороха. У грецкого ореха семядоли руминированные.

Одна из основных тенденций эволюции семени состоит в редукции эндосперма и увеличении размеров зародыша, в котором и откладываются питательные вещества.

4. Семенная кожура

Семенная кожура — *спермодерма* — развивается из интегументов. Чаще всего в ее формировании участвует наружный интегумент (testa), внутренний же (tegmen) либо рассасывается совсем, либо он редуцируется до одного слоя клеток, вплотную примыкающего к остаткам нуцеллуса и/или эндосперма. Довольно большую часть семенной кожуры составляет внутренний интегумент у фиалки трехцветной.

На ранних стадиях развития семени клетки многослойных интегументов содержат питательные вещества, которые используются развивающимся зародышем и эндоспермом. По мере созревания семени строение интегумента существенно меняется, в нем выявляются 3 топографические зоны: наружная — *экзотеста*, внутренняя — *эндотеста* и промежуточная между ними — *мезотеста*. Каждая из них состоит из функционально неодинаковых тканей, составляющих разные слои: паренхимный (*паренхотеста*), механический (*склеротеста*), сочный, мясистый (*саркотеста*), содержащий слизь (*миксотеста*).

Проводящая система семенной кожуры формируется из проводящих пучков интегументов, а если их не было — из пучков семяножки.

Анатомия семенной кожуры — один из важных признаков растений, имеющий таксономическое значение. Анатомическое разнообразие семенной кожуры демонстрирует рис. 257.

Очень толстая семенная кожура с 2–3-слойной саркотестой, мощными паренхо- и склеротестой свойственна магнолии (рис. 257 А). Своеобразие семенной кожуры бобовых (рис. 257 Б) состоит в строении склеротесты, представленной палисадными клетками эпидермального происхождения и расположенными под ними клетками в виде песочных часов (остеосклереидами). У яблони (рис. 257 Г) большая часть семенной кожуры волокнистая, при этом наружные и внутренние волокна ориентированы по-разному. Из палисадных клеток состоит склеротеста в семенах фиалки (рис. 257 Д). Эпидермальные клетки одного из видов черники имеют сильно утолщенные пористые боковые и внутренние стенки и очень тонкие наружные, часто вдавленные в полость клеток (рис. 257, Ж). Остальная часть спермодермы волокнистая. Двухслойная спермодерма характерна для подорожника (рис. 257 З). У представителей семейства орхидных, а также у растений-паразитов, например, у заразихи, она однослойная. Устьица в семенной кожуре встречаются редко.

Строение спермодермы в большой степени связано с особенностями распространения семян. Если в этом процессе участвуют животные, семенная кожура мягкая, в ней преобладает паренхима и сочная ткань. Наличие на семенах кувшинки сочного ариллуса способствует их прилипанию к лапкам водоплавающих птиц, участвующих, таким образом, в распространении этих растений. Ослизнение поверхностных слоев клеток способствует

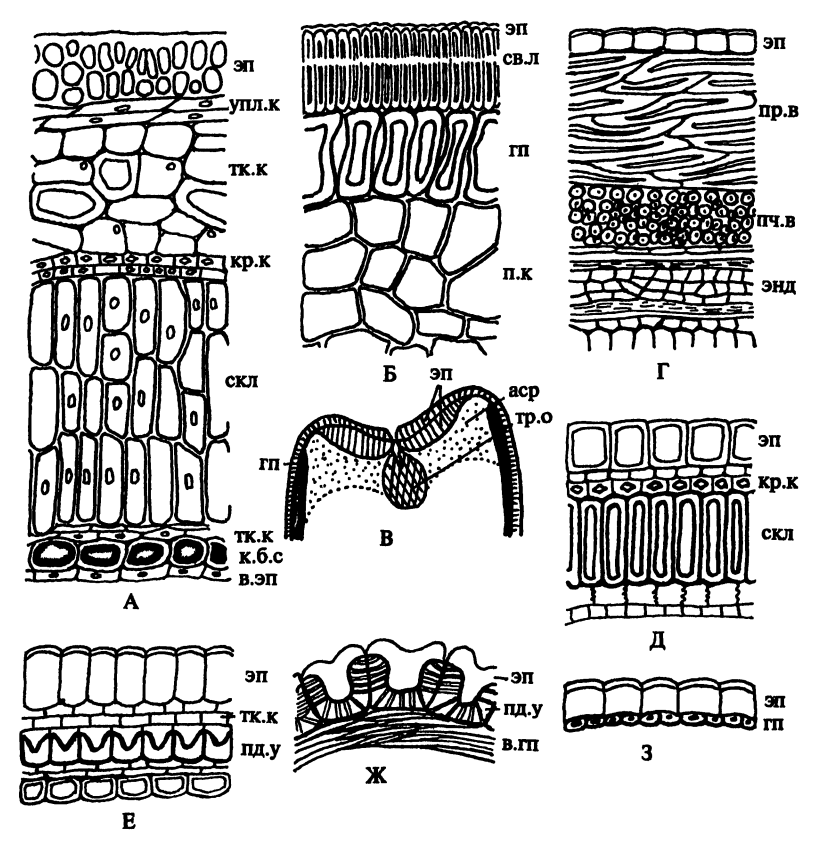


Рис. 257. Разные типы строения семенной кожуры: А — магнолия; Б — люпин; В — семенной рубчик люпина; Г — яблоня; Д — фиалка трехцветная; Е — клоповник; Ж — один из видов черники; З — подорожник.

Обозначения: аср — астероидная ткань, в.гп — волокна гиподермы, в.эп — внутренняя эпидерма, гп — гиподерма, к.б.с — клетки с бурым содержимым, кр.к — кристаллоносные клетки, пд.у — подковообразные утолщения стенок клетки, п.к — паренхимные клетки, пр.в — продольные волокна, пч.в — поперечно ориентированные волокна, св.л — светлая линия, скл — склереиды, тк.к — тонкостенные клетки, тр.о — трахеидный остров, упл.к — уплощенные клетки, энд — эндосперм, эп — эпидерма

прикреплению семян к почве. Слизи, притягивая воду, создают более влажные условия для прорастания семян.

Таким образом, семенная кожура выполняет не только функции защиты зародыша, но и способствует прорастанию семени.

Однако защита находящегося в семени зародыша достигается не только наличием семенной кожуры, но и окружающим семена околоплодником.

В связи с этим между данными структурами существуют определенные корреляции. Семена сухих вскрывающихся плодов имеют, как правило, более толстую и анатомически сложную кожуру, чем семена невскрывающихся плодов, околоплодник которых также участвует в защите зародыша.

Созревание семян сопровождается их обезвоживанием, выход воды осуществляется через семенную кожуру и прекращается, когда в семени остается 5–10 % воды. К этому времени сильно утолщается кутикула, которая приобретает у многих растений специфический для каждого вида рельефный рисунок. Значение кутикулы как защитного слоя усиливается благодаря отложению эпикутикулярного воска на ее поверхности. У бобовых выходу оставшейся воды и ее поглощению извне препятствует не только кутикула, но и появление примерно посередине склеротесты световой линии (рис. 257 Б), обладающей интенсивным светопреломлением. Световая линия представляет собой часть оболочки с очень плотным переплетением микрофибрилл целлюлозы. Межфибриллярных пространств, куда могла бы поступать вода, в зоне световой линии нет, поэтому с ее появлением выход воды из семени через семенную кожуру прекращается. Регуляцию газообмена и поддержание влажности семени осуществляет семенной рубчик, играющий роль клапана, закрытого во влажной среде и слегка открытого — в сухой. У бобовых семенной рубчик имеет довольно сложное строение: он состоит из двух эпидермальных слоев, расположенной под ними аэренхимы, называемой *астероидной* тканью, и *трахеидного острова*, вдающегося внутрь семени (рис. 257 В).

Лишь у некоторых растений созревшее семя после диссеминации сразу прорастает. У большинства растений семя, покинувшее материнское растение, переходит в состояние разного по продолжительности физиологического покоя. Препятствует досрочному прорастанию семян накопление в них гормона, тормозящего рост, — абсцизовой кислоты.

Очень глубокий и продолжительный покой характерен для семян с толстой кутикулой. В этом случае говорят о *твердосемянности*. Такие семена долго сохраняют всхожесть. Известны случаи прорастания семян люпина, извлеченных из погребенных льдов Аляски. Согласно данным радиоизотопного анализа, возраст этих семян достигал 10 000 лет.

В природе широко распространена *гетероспермия* — разносемянность. Она состоит в том, что одно и то же растение образует семена, прорастающие в разное время. Они и внешне хорошо различаются. Примером могут служить семена мари белой. Их существует 3 типа:

1) крупные (до 2 мм в диаметре) плоские с заостренным краем, светло-коричневые, матовые, прорастающие в первый год после образования;
2) более мелкие, менее сплюснутые, черные, прорастающие на второй год;
3) очень мелкие, блестящие, черные, прорастающие на третий год.

Семенная кожура мелких семян раза в 4 толще, чем крупных.

С гетероспермией в большой степени связано наличие в почве банка семян, что способствует длительному сохранению вида на данной территории.

5. Плод

5.1. Общая характеристика

Самое краткое определение плода предложил А. Имс (1964), назвав плодом зрелый цветок. Однако в процессе его развития некоторые структуры подвергаются значительным изменениям, и появляются новые, главным образом, анатомические признаки, отсутствовавшие в цветке.

Н. Н. Каден (1964) предлагает называть плодом образование, развившееся из цветка после оплодотворения, содержащее семена или одно семя, обеспечивающее их защиту и способствующее распространению.

Плод развивается по мере развития семени. При этом разрастается гинецей, особенно завязь. У некоторых растений столбики или стилодии засыхают, либо превращаются в прицепки для распространения плодов с помощью животных. Тычинки и околоцветник обычно опадают, но чашелистики нередко сохраняются. В образовании плода могут участвовать и внеплодолистиковые части цветка: цветочная трубка (гипантий), как у яблони, цветоложе, как у земляники, чашелистики, как у шелковицы, кроющие листья, как у ананаса и др.

Хотя морфология плода представляет собой устойчивый систематический признак растения, однако у некоторых видов на одной и той же особи развиваются морфологически, а часто и анатомически разные плоды. Это явление называют *гетерокарпией* — генетическим свойством вида формировать на одной особи морфологически разнотипные диаспоры, семена которых также различаются морфологией и физиологией. Гетерокарпия распространена среди сложноцветных, крестоцветных, бобовых, зонтичных и других семейств цветковых растений. Она проявляется в форме, размерах плодов, числе семян, наличии всевозможных придатков, способности к вскрыванию и других признаках. При этом могут быть разнотипными целые плоды, как у ноготков, или отдельные части плода. В обоих случаях они занимают всегда строго фиксированное место на цветоносе или на самом плоде.

В качестве примера могут служить некоторые виды крестоцветных. У капусты плод состоит из базальной части, развивающейся только из завязи, и апикальной, образующейся из верхней части завязи и столбика (носика). Эти части плода различаются числом семян и другими признаками: базальная часть плода многосеменная, вскрывающаяся, а апикальная — односеменная, невскрывающаяся. У дикой редьки членистый многосеменной плод практически представляет собой только носик, а базальная часть плода сильно редуцирована, без семян, или 1–2-семенная, невскрывающаяся.

Иногда гетерокарпия выражена настолько резко, что затрудняет установление типа плода, а следовательно, и определение растения.

Плоды могут развиваться и без оплодотворения. Семян такие плоды не имеют. Это явление называют *партенокарпией*. Обычно она встречается у растений с очень большим числом семязачатков в завязи. Нередко партенокарпия проявляется и без опыления (цитрон, перец, тыква). У орхидей опыление иногда служит только стимулирующим фактором для развития плода. Бессеменные плоды известны у многих культурных растений (груша, яблоня, банан, мандарин, инжир, огурец). Наряду с наследственно закрепленной партенокарпией бывает и стимулятивная, инициируемая механическими повреждениями, химическими раздражителями и другими факторами.

5.2. Принципы классификации плодов

При описании плодов учитывают их размеры, форму, окраску, наличие остающихся частей цветка: чашечки (клевер, губоцветные), листочков простого околоцветника (щавель), а также внецветковых образований: прицветников и прицветничков (дуб, лещина), кроющих листьев (осока) и т. д. Однако эти признаки не являются классификациоными.

Важное значение имеет классификация, основанная на взаимоотношениях плодолистиков между собой и с другими частями цветка.

Простой плод развивается из одного пестика, который может быть представлен одним свободным или несколькими сросшимися плодолистиками (горох, тюльпан).

Сборный плод развивается из нескольких или многочисленных свободных плодолистиков, каждый из которых образует пестик. Сборные плоды имеют малина, ежевика, магнолия, земляника. Отдельные плодики, составляющие сборный плод, могут быть разными: орешками, костянками, листовками. В зависимости от этого сборные плоды называют многоорешками (земляника), многокостянками (малина), многолистовками (магнолия, калужница).

Соплодие развивается из целого соцветия, опадающего целиком (шишковидное соплодие ананаса, соплодие инжира, липы, плодоножки орешковидных плодов которой срастаются с кроющим листом (рис. 258)).

Наиболее распространена морфологическая классификация, основанная на консистенции околоплодника, называемого *перикарпием*. Он развивается из стенки завязи, но этот термин используют и в тех случаях, если в образовании плода участвуют и внеплодолистиковые части цветка, например, цветочная трубка в цветках с нижней завязью. Четкая граница между внутренней плодолистиковой и наружной частями такого перикарпия обычно не выражена.

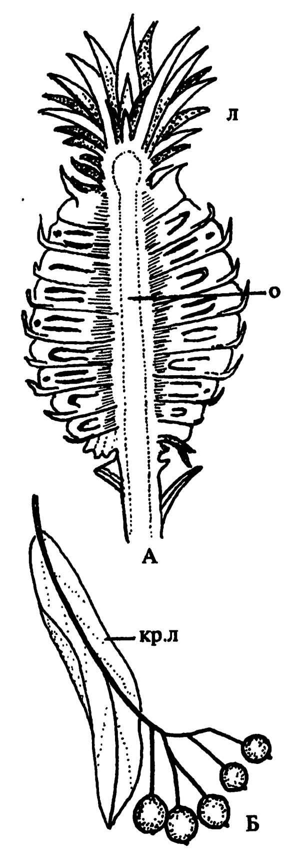


Рис. 258. Соплодия: А — соплодие ананаса в продольном разрезе; Б — соплодие липы.
Обозначения: кр.л — кроющий лист, л — листья, о — ось соплодия

У большинства растений перикарпий дифференцирован на 3 зоны: *экзокарпий* (внеплодник), *мезокарпий* (межплодник) и *эндокарпий* (внутриплодник). Гистологически они соответствуют слоям плодолистика. Экзокарпий — производное наружной (внешней) эпидермы — состоит из плотно сомкнутых клеток с толстыми наружными стенками. В незрелых плодах в нем есть устьица, в зрелых они не всегда заметны. Иногда в экзокарпии развиваются мелкие чечевички, например, у яблока.

Мезокарпий соответствует мезофиллу плодолистика. Обычно это паренхима с проводящими пучками. В клетках могут быть водорастворимые сахара, крахмальные зерна, кристаллы оксалата кальция, дубильные вещества, флобафены. У многих растений в нем встречаются склереиды.

Эндокарпий дифференцируется из внутренней эпидермы плодолистика. Он либо однослойный, либо в процессе развития его клетки претерпевают периклинальные деления и эндокарпий становится многослойным. Нередко его клетки вытягиваются в длину, превращаясь в волокна, располагающиеся под разными углами по отношению к продольной оси плода.

Примером четко дифференцированного перикарпия могут служить плоды вишни, сливы. Покрывающая их блестящая кожица представляет собой экзокарпий, мясистая, сочная, съедобная часть — мезокарпий, окружающая семя «косточка», состоящая из склереид, — эндокарпий.

В зависимости от консистенции перикарпия, плоды делят на *сочные* (плоды вишни, винограда) и *сухие* (плоды гороха, тюльпана). Плоды могут содержать одно семя, как у сливы, лещины или несколько, а иногда много семян, как у гвоздики, колокольчиков и других растений.

Сухие многосеменные плоды, как правило, имеют приспособления для вскрывания и освобождения семян. Сухие и сочные односеменные плоды не вскрываются.

Возможность вскрывания и его типы зависят от анатомического строения перикарпия, особенно от мощности развития в нем механической ткани и ее топографии. Высыхание механической ткани, происходящее при

Таблица 8

Основные типы плодов

Верхние, развивающиеся из верхней завязи		Нижние, развивающиеся из нижней завязи	
Сухие	Сочные	Сухие	Сочные
Апокарпии			
Спиральная многолистовка Циклическая многолистовка Однолистовка Многоорешек Сухая однокостянка Боб Четковидный боб Орешковидный боб Зерновка	Многолистовка Однолистовка Однокостянка Многокостянка Сочный боб		
Синкарпии			
Гемисинкарпная коробочка Коробочка Крыночка, или кузовок Ценобий Сухая костянка Крылатка Двукрылатка Однокрылатка	Ягода Померанец, или гесперидий	Коробочка Желудь Орех Вислоплодник	Сочная коробочка Яблоко Гранатина 1–5-косточковая костянка (пиренарий)* 3–5-гнездная ягода
Паракарпии			
Коробочка Стручок Стручочек Орешковидный стручочек Орешек		Коробочка Семянка	Коробочка Ягода Тыквина
Лизикарпии			
Коробочка Кузовок Орешек	Ягода Костянка (пиренарий)*		Ягодообразный

* — Настоящая костянка развивается только из апокарпного гинецея

созревании плода, приводит к ее сокращению, повышению напряжения в тех местах перикарпия, которые состоят из тонкостенных клеток, и разрыву последних. Проводящая система перикарпия либо никакого значения не имеет, например, при вскрывании дырочками или кольцевой щелью, либо она определяет линии вскрывания.

Плоды вскрываются вскоре после созревания или через определенные промежутки времени, которые иногда бывают весьма продолжительными. Так, плоды эвкалипта, созревающие больше года, не вскрываются, находясь на дереве несколько лет, пока не прекратится поступление в них воды. После этого плодоносящая ветка отмирает и опадает.

Основу морфогенетической классификации составляет происхождение плода из определенного типа гинецея: апокарпного, синкарпного, лизикарпного, паракарпного, а также верхней или нижней завязи. Учитывают и число гнезд внутри плода. Однако точно установить тип гинецея, из которого развился плод, не всегда удается. Так, ценокарпные плоды в основании могут быть синкарпными, а в средней и верхних частях — пара-, лизи- или даже апокарпными. В результате возникают гемисинкарпные (чернушка из семейства лютиковых), гемипаракарпные (вьюнковые), гемилизикарпные (некоторые гвоздичные), вторичносинкарпные (колокольчиковые) и некоторые другие типы плодов, природу которых можно определить только в их развитии.

Морфологическая классификация плодов должна учитывать всю совокупность признаков, особенности их преобразований и характер экологических приспособлений. Эта классификация имеет большое практическое значение.

Классификация морфогенетическая решает теоретические задачи эволюционной карпологии и может быть использована в филогенетической систематике. Основные типы плодов приведены в таблице 8.

6. Апокарпии

Исходным типом апокарпных плодов, или просто апокарпиев, считают спиральную *многолистовку*, как у магнолии, у которой на удлиненной до 10–12 см оси плотной спиралью расположены отдельные плодики — *листовки* (рис. 259 А–В), с плотным и довольно толстым перикарпием. Каждая листовка развивается из одного плодолистика. Листовки магнолии вскрываются по средней жилке плодолистика *дорзально* (от лат. dorsalis — спинной), а неполное срастание краев плодолистика, обращенных к оси, облегчает вскрывание.

Спиральные многолистовки характерны также для купальницы, калужницы и других лютиковых (рис. 259 Г, Д), но в отличие от магнолии, перикарпии их листовок тонкие, кожистые, семена расположены близ краев

плодолистиков, вскрывание, как и у листовок других растений, происходит сверху вниз по брюшному шву — *сутурально* (от лат. sutura — шов) (рис. 259 Е).

В эволюции спиральной многолистовки можно выделить разные направления:

1) Переход от спирального расположения листовок к циклическому (пятилистовки спиреи, водосбора).

2) Постепенное уменьшение числа листовок до однолистовки, как у консолиды из семейства лютиковых (рис. 259 Г).

3) Редукция числа семян в каждой отдельной листовке, коррелировавшая с утратой ее способности к вскрыванию. Односеменную листовку называют *орешком*, он имеет кожистый или деревянистый околоплодник. Многоорешки широко распространены у лютиковых (лютик, ветреница), розоцветных (лапчатка, гравилат) (рис. 259 Ж–Л).

4) Суккуленизация околоплодника, приводящая к образованию сочных многолистовок, как у лимонника, и однолистовок, как у воронца. Это направление эволюции представляет собой приспособление к распространению плодов с помощью животных.

Суккуленизация одно- (реже двух-) семенной однолистовки дала начало *однокостянке*, как у вишни (рис. 259 М), сливы, абрикоса (у миндаля костянка сухая), а из многоорешка образовалась многокостянка, как у малины, ежевики (рис. 259 Т). Внешне на костянку похож плод финиковой пальмы.

У некоторых растений процесс суккуленизации затронул не перикарпий, а внеплодолистиковые части плода: цветоложе у земляники (рис. 259 У), гипантий у шиповника (его плод называют *цинарродием*) (рис. 259 И), но, по существу, это многоорешки. Плод лотоса — тоже многоорешек, каждый орешек которого погружен в сочное цветоложе.

5) Структурная специализация сухой однолистовки привела к образованию *боба*, характерного для семейства бобовых. Боб отличается от листовки вскрыванием не только по брюшному шву, но и по средней жилке плодолистика, сверху вниз (рис. 259 Н, О). Как и в листовке, семена в нем расположены 2 рядами по краям плодолистика. Строение перикарпия варьирует. Он может быть плотным, пленчатым, кожистым, деревянистым, и даже довольно сочным, мясистым, как у Царьградских рожков, у которых мясистая ткань развивается из мезоэндокарпия, а у софоры японской сочную консистенцию имеет весь перикарпий. Сочные бобы не вскрываются, но при длительном хранении распадаются на членики.

Наиболее распространены сухие вскрывающиеся бобы, имеющие волокнистый пергаментный слой, производный внутренней эпидермы. В типичных случаях он проходит по обеим створкам от средней жилки до брюшного шва. Краевые пучки плодолистика, расположенные в области брюшного

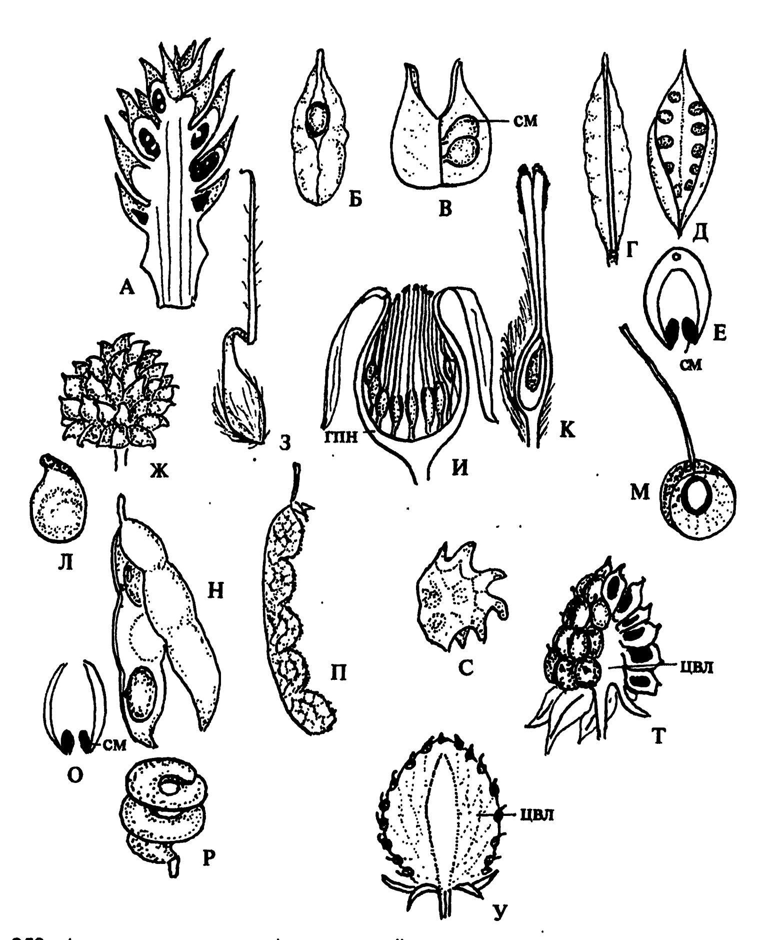


Рис. 259. Апокарпные плоды: А — молодой плод магнолии в продольном разрезе; Б, В – вскрывающаяся и вскрывшаяся листовки магнолии; Г, Д — внешний вид и вскрывшаяся листовки консолиды; Е — вскрывание листовки по брюшному шву; Ж — многоорешек лютика; З — орешек с крючковидно изогнутым стилодием гравилата; И — многоорешек розы в сочном гипантии (цинарродий), К — отдельный плодик розы; Л — односеменной орешек лютика; М — костянка вишни; Н — вскрывшийся боб гороха; О — вскрывание боба по брюшному шву и средней жилке плодолистика; П — членистый боб десмодиума; Р — спирально закрученный боб люцерны; С — односеменной боб эспарцета; Т — многокостянка ежевики (часть плодиков удалена); У — многоорешек на сочном цветоложе земляники.

Обозначения: гпн — гипантий, см — семена, цвл — цветоложе

шва, обычно составляют 2 группы, каждая из которых снаружи армирована волокнами протофлоэмы. Эти группы пучков разделяет узкая паренхимная полоса. При созревании плода створки высыхают, обезвоженный пергаментный слой сокращается, паренхима между пучками брюшного шва, не выдержав напряжения, разрывается — брюшной шов расходится. В области средней жилки паренхимная зона отсутствует. Это затрудняет вскрывание, но через некоторое время здесь тоже появляется трещина и плод вскрывается двумя створками. Способность к вскрыванию имеют и улиткообразно закрученные бобы люцерны (рис. 259 Р). Членистые плоды разламываются на членики (рис. 259 П). Они характерны для вязеля, арахиса, плоды которого созревают под землей.

Наиболее крупные членистые бобы длиной до 1,5 м и более образуются у тропической энтады.

Число семян в бобах очень варьирует. Обычно их много, у клевера бобы 2–4-семенные, а у эспарцета — односеменные (рис. 259 С), орешковидные.

Зерновка (рис. 256 Г, Д) — весьма специфический плод злаков, морфологическая природа которого до сих пор точно не установлена. Ее часто определяют как паракарпный плод из двух плодолистиков, один из которых редуцирован, то есть это плод псевдомономерный. Однако в ряде работ по изучению гинецея злаков никаких остатков недоразвитых плодолистиков не было обнаружено, на основании этого зерновку стали причислять к мономерным апокарпным плодам. Главная особенность зерновки — срастание перикарпия с семенной кожурой (рис. 256 Д). Субэпидермальные слои перикарпия состоят из клеток, слегка вытянутых в тангентальном направлении, внутренние из которых в той или иной степени облитерированы. Под ними расположены слой длинных пористых клеток, ориентированных поперек продольной оси зерновки, и примыкающий к нему слой трубчатых клеток, представляющих собой клетки внутренней эпидермы перикарпия. У многих злаков этот слой не заметен. От семенной кожуры сохранились кутикула и облитерированные клетки интегументов и нуцеллуса, граничащие с алейроновым слоем.

Все апокарпии верхние, так как они развиваются из верхней завязи.

7. Синкарпии

Происхождение сухих синкарпных плодов связано с циклической многолистовкой, из которой образовалась синкарпная многолистовка, называемая также гемисинкарпной коробочкой. Такой плод имеет чернушка, у которой плодолистики в основании срослись, а их верхние части остались свободными и вскрываются сутурально, по брюшным швам.

Из этого типа плода возникла сухая *коробочка* (рис. 260 А, Б), которая может быть верхней и нижней. Коробочки варьируют по форме, числу гнезд

32 Зак. 53

и семян. Очень длинные (15–45 см) цилиндрические коробочки диаметром 6–8 мм характерны для катальпы.

Синкарпные коробочки могут быть 2–3–5-гнездными, реже многогнездными. Вскрываются они, начиная с верхней части, путем расщепления перегородок, разделяющих гнезда, — *септицидно* — (от лат. septum — перегородка), по средним жилкам плодолистиков — *локулицидно* (от лат. loculus — полость, гнездо) и другими способами (рис. 261 А, Б).

Кузовок, или *крыночка* белены и подорожника представляют собой двухгнездные коробочки, вскрывающиеся с помощью образующихся при созревании плодов поперечных кольцевых трещин, так что верхние части отпадают в виде крышечек (рис. 260 В).

Синкарпная коробочка может быть дробной, как у молочая, мальвы, герани. Такая созревшая коробочка распадается на отдельные одногнездные части (*мерикарпии*), каждая из которых соответствует одному плодолистику.

У представителей семейств бурачниковых и губоцветных в двухгнездной завязи синкарпного гинецея с 2 семязачатками в каждом гнезде возникает ложная перегородка. При созревании плод распадается на 4 орешка — полумерикарпия. Такой плод называют *ценобием*, а орешковидные его части — *эремами* (рис. 260 Л).

Производными синкарпной коробочки являются *крылатка* с тонкой окраиной в виде крыла, как у вяза, двукрылатка клена, однокрылатка ясеня. Два широких крыла имеет плод березы (рис. 260 М, П, Р). Эти плоды не вскрываются.

К верхним синкарпиям принадлежит и плод кокосовой пальмы — сухая костянка. Она развивается из 3-членного синкарпного гинецея, но в процессе развития плода 2 гнезда редуцируются и остается лишь одно фертильное гнездо с семенем.

Как и апокарпии, сухие синкарпии эволюционировали в разных направлениях, одно из которых привело к образованию сочных плодов: ягоды, померанца.

Ягода имеет сочный мезокарпий и эндокарпий. Это плоды винограда, томатов, ландыша (рис. 260 Г, Д). У томатов мякоть плода образована в основном разрастающимися плацентами.

Померанец, или *гесперидий*, — многогнездный плод цитрусовых (рис. 260 З–К). Сочная его часть состоит из богатых клеточным соком волосков, покрывающих внутреннюю сторону пленчатого эндокарпия, разделяющего отдельные дольки. Мезокарпий, называемый альбедо, — слой рыхлой белой ткани с многочисленными лизигенными вместилищами, обычно вдающимися в расположенный снаружи желтый экзокарпий (флаведо). Вместилища содержат эфирные масла.

Среди нижних синкарпиев часто встречаются многосеменные коробочки (Иван-чай, ослинник, ирис (рис. 260 Б)). *Желудь* и *орех*, развиваются

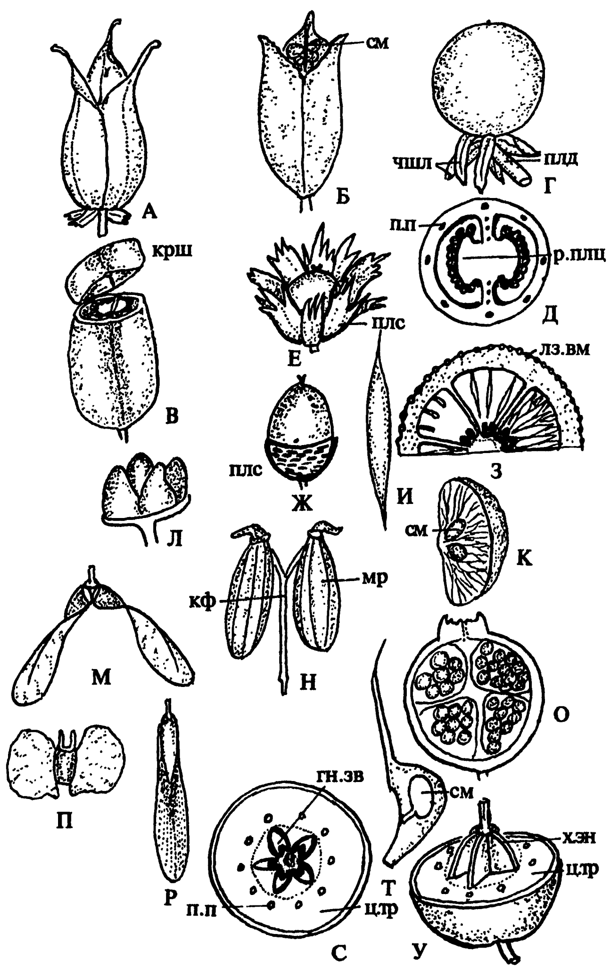


Рис. 260. Синкарпные плоды: А — коробочка зверобоя; Б — коробочка ириса; В — крыночка белены; Г — ягода помидора; Д — ягода помидора в разрезе; Е — орех; Ж — желудь; З–К — померанец (З — поперечный разрез плода апельсина, К — долька; И — волосок на внутренней части эндокарпия); Л — ценобий из 4 эремов воробейника; М — двукрылатка клена; Н — вислоплодник купыря; О — гранатина граната; П — крылатый орешек березы; Р — односеменная крылатка ясеня; С, Т, У — яблоко яблони (С — поперечный разрез; Т — вычлененный плодолистик; У — поперечный разрез с оставшимися половинками плодолистиков).

Обозначения: гн.зв — гнезда завязи; крш — крышечка, кф — карпофор, лз.вм — лизигенные вместилища, мр — мерикарпий, плд — плодоножка, плс — плюска, п.п — проводящие пучки, р.плц — разросшиеся плаценты; см — семена, чшл — чашелистики, ц.тр — цветочная трубка, х.эн — хрящевидный эндокарпий

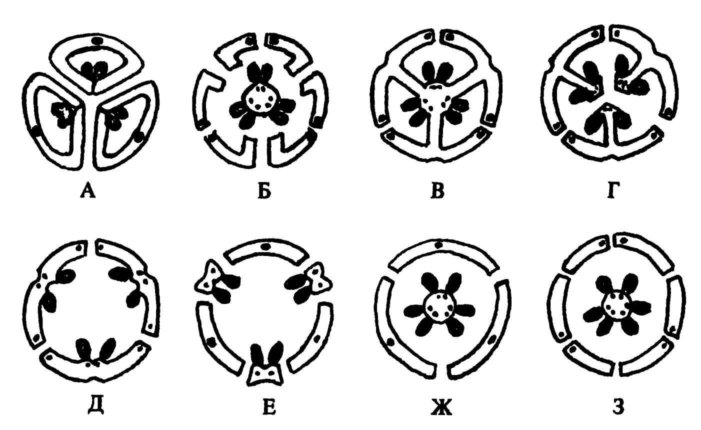


Рис. 261. Некоторые типы вскрывания коробочек: А, Ж — септицидное вскрывание; В, Д — локулицидное вскрывание; З — септицидно-локулицидное вскрывание и другие, более сложные типы (Б, Г, Е)

из завязи с двумя-тремя гнездами, из которых сохраняется только одно, в основании плоды одеты плюской. У ореха (рис. 260 Е) она зеленая, развивающаяся из сросшихся прицветников. Плотная, чашевидная плюска желудя (рис. 260 Ж) представляет собой систему сросшихся ветвей редуцированного соцветия. Околоплодник у ореха деревянистый, у желудя — кожистый.

Плод зонтичных — *вислоплодник* (рис. 260 Н) — развивается из 2 плодолистиков. При созревании он расщепляется на 2 мерикарпия, висящих на удлиненной осевой части плода — *карпофоре*. В каждом мерикарпии развивается по одному семени. Поверхность мерикарпия ребристая, в ребрах расположены схизогенные вместилища выделений.

Сочные нижние плоды представлены сочной коробочкой, образующейся у кувшинки, яблоком, гранатиной и 3–5-косточковыми костянками (*пиренариями*), как у крушины.

Яблоко развивается из гемисинкарпного гинецея, у которого верхние части плодолистиков обычно не срастаются (рис. 260 С–У). Плодолистики образуют внутри плода 3–5 гнезд, в которых находятся семена. В образовании мякоти, состоящей из паренхимных клеток, участвует сильно разрастающаяся цветочная трубка — гипантий. В связи с этим о зональности перикарпия можно говорить только условно. Из топографических зон четко выражен лишь волокнистый хрящевидный эндокарпий. По этому же принципу устроены плоды груши, рябины, айвы.

Плод граната из семейства гранатовых — *гранатина* (рис. 260 О) — развивается из нижней завязи синкарпного многочленного гинецея, гнезда которого могут располагаться в 1 или, чаще, в 2 яруса. Перикарпий сухой,

кожистый, растрескивающийся. Сочную часть плода составляет саркотеста кожуры семян.

Трехгнездную ягоду длиной до 15–25 см имеет банан. Экзокарпий у нее кожистый, в образовании мякоти участвует эндомезокарпий. В каждом гнезде 2 рядами расположены семена, но культурные сорта бананов обычно партенокарпические, бессеменные.

8. Паракарпии

Из паракарпных плодов наиболее распространены сухие коробочки с разными типами вскрывания. У фиалки, ивы, заразихи коробочки вскрываются вдоль средних жилок плодолистиков, у мака — дырочками, находящимися под сидячим звездчатым рыльцем (рис. 262 А). Многочисленные мелкие семена мака расположены на врастающих внутрь плода плоских плацентах (рис. 262 Б). Длинную узкую коробочку, вскрывающуюся двумя створками, имеет чистотел.

У крестоцветных плод *стручок* (рис. 262 В). Он развивается из 2 плодолистиков с краевыми плацентами. Между сросшимися краями плодолистиков формируется ложная перегородка вследствие разрастания паренхимных клеток перикарпия и особенно внутренней эпидермы, выросты которой, отходящие от брюшных швов, развиваются навстречу один другому и соединяются в центре. В результате образуется ложно-двугнездный плод. Он вскрывается двумя створками снизу вверх, оставляя на плодоножке несущую семена рамку — небольшие краевые части плодолистика с натянутой между ними ложной перегородкой (рис. 262 Ж). Плод *стручочек* отличается от стручка только тем, что его длина равна ширине или превышает ее не более, чем в 3 раза (рис. 262 Е). Стручки характерны для капусты, редиса, стручочки — для пастушьей сумки, ярутки. У дикой редьки стручки членистые (рис. 262 Г), с перетяжками между семенами, у свербиги — орешковидный односеменной стручочек (рис. 262 З). *Орешек* характерен для семейства гречишных. Он развивается из 2–4-членного гинецея, в одногнездной завязи которого находится единственное семя. Орешек осоки с плотным кожистым перикарпием отличается от орешков других растений наличием *мешочка* — кроющего листа, окружающего плод, но не срастающегося с ним. У прибрежных осок мешочек, заполненный воздухом, способствует распространению плодов по воде. У осоки пальчатой, растущей в лесу, основание мешочков сочное и привлекает муравьев.

Паракарпии бывают не только верхними, но и нижними. Нижняя коробочка, вскрывающаяся продольными щелями, характерна для орхидей. Особый тип нижнего сухого паракарпного односеменного плода — *семянка* — развивается из 2 плодолистиков. Это плод сложноцветных (рис. 262 К–П).

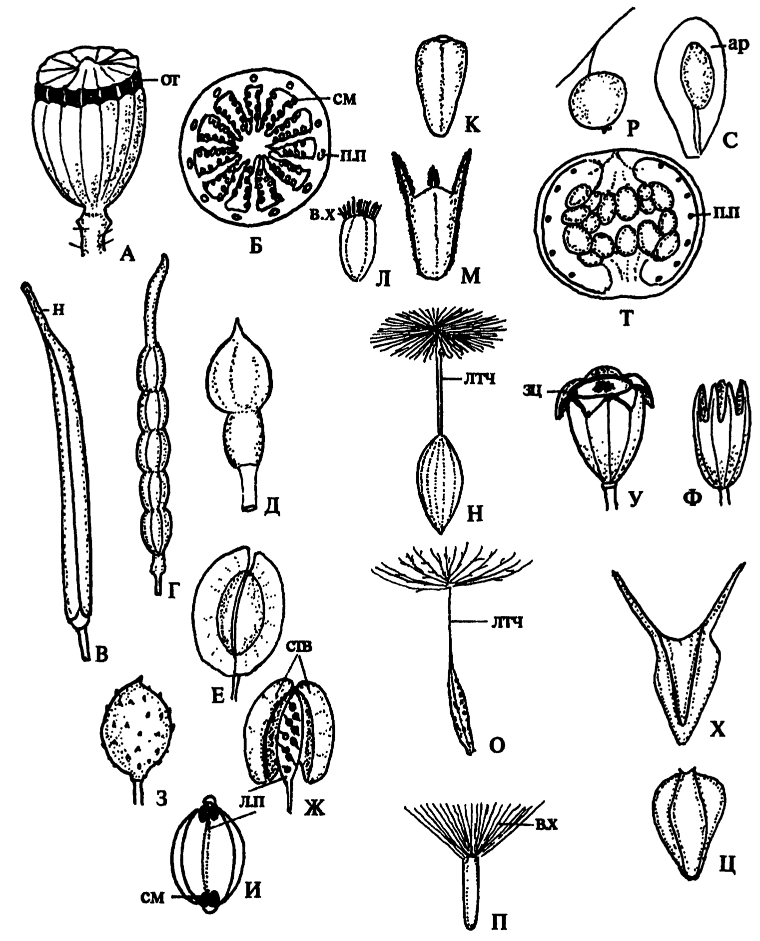


Рис. 262. Паракарпные и лизикарпные плоды: А, Б — коробочка мака, общий вид и в поперечном разрезе; В – стручок капусты, Г — членистый стручок редьки; Д — членистый стручочек репника; Е, Ж — стручочек ярутки, общий вид и вскрывшийся; З — односеменной стручочек свербиги; И – стручок в разрезе; К — семянка подсолнечника; Л — семянка василька; М — семянка череды; Н — семянка лактука; О – семянка козлобородника; П — семянка ястребинки; Р, С, Т — ягода смородины (Р — общий вид, С — семя с ариллусом; Т — поперечный разрез); У — лизикарпная коробочка смолки; Ф — лизикарпная коробочка звездчатки; Х, Ц — гетерокарпия рогача.

Обозначения: ар — ариллус, в.х — волосистый хохолок, зц — зубцы коробочки, л.п — ложная перегородка, лтч — летучка, н — носик, от — отверстия для выхода семян, п.п — проводящие пучки, см — семена, ств — створки

Внешне семянки весьма разнообразны и различаются расположением механической ткани в кожистом или довольно плотном перикарпии. В перикарпии плодов некоторых растений встречаются диффузно расположенные или собранные в крупные группы гидроциты — клетки со спиральными утолщениями оболочек, удерживающие воду. Семянки могут быть гладкими, как у подсолнечника (рис. 262 К), или снабженными выростами в виде крючков, прицепок, как у череды (рис. 262 М), способствующих их распространению с помощью животных. *Хохолки* (*паппусы*), определяющие летучесть семянок одуванчика, козлобородника представляют собой волоски, находящиеся на стержневидном выросте (рис. 262 Н, О), или они развиваются непосредственно на верхушке завязи, как у василька (рис. 262 П). Волоски представляют собой видоизмененные чашелистики, точнее, их проводящие пучки.

Нижние сочные паракарпные плоды очень редко представлены коробочками. Такой плод, в частности, характерен для бегонии. Наиболее распространены ягоды и ягодообразные плоды — тыквины. ***Нижняя ягода*** характерна для смородины, крыжовника (рис. 262 Р–Т). У черной смородины сочная часть плода образована не столько перикарпием, сколько ариллусами, развивающимися на семенах (рис. 262 С). *Тыквина* — многосеменной плод с сочным эндокарпием, мясистым мезокарпием и довольно твердым экзокарпием. Сочный характер имеют мощно развитые плаценты. Такие плоды свойственны тыкве, кабачкам, арбузу, дыне, огурцам.

9. Лизикарпии

Лизикарпии менее разнообразны. Наиболее распространены коробочки. Их происхождение связано с синкарпным гинецеем. Не случайно поэтому у некоторых растений в основании плода хорошо выражены гнезда, число которых соответствует числу плодолистиков, а верхняя часть плода одногнездная, с несущей семена колонкой, как у смолки из семейства гвоздичных.

У других гвоздичных (например, у звездчаток) и у первоцвета коробочка на всем протяжении одногнездная с центральным семяносцем. Коробочки вскрываются створками (звездчатка), зубчиками на верхушке (гвоздика, смолка) (рис. 261 Ж, З), а видоизменение коробочки — кузовок (у очного цвета из семейства первоцветных) — вскрывается крышечкой, как и кузовок белены.

Верхний лизикарпный орешек характерен для семейства свинчатковых. Верхнюю лизикарпную костянку и ягоду имеют представители некоторых тропических семейств.

Нижние ягодоообразные 1–3-семенные плоды развиваются у омелы из семейства ремнецветных, но в отличие от ягод другого происхождения семена в них приклеены к стенкам плодов висцином.

В табл. 8 приведены лишь самые распространенные и типичные по строению плоды. Если сопоставить плоды, возникшие из разных типов гинецея, можно сделать следующие выводы.

1. Наименьшее число типов плодов развивается из лизикарпного гинецея, наибольшее — из апокарпного и синкарпного, однако среди апокарпных плодов нет нижних.

2. Основное направление эволюционного развития плодов — от многосеменных к односеменным.

3. Одинаковые типы плодов часто развиваются из разных типов гинецея, например, коробочки, ягоды, костянки, орешки. Образование конвергентных групп плодов безусловно связано со способами диссеменации.

4. Наряду с этими группами существуют и специализированные типы плодов, такие как померанец, ценобий, яблоко, стручок, тыквина и другие.

Распространено мнение, что морфологическая эволюция плодов в значительной степени была сопряжена с эволюцией разных групп питающихся ими животных.

10. Распространение плодов и семян

Единицами распространения могут служить, как уже было сказано, разные части растений, называемые диаспорами.

Карпологические диаспоры представляют собой семена, высыпавшиеся из вскрывшегося плода, целые невскрывающиеся односеменные сухие и сочные плоды, части плодов: мерикарпии, отдельные членики.

Точной классификации способов диссеминации плодов и семян нет, обычно указывают главный фактор, обеспечивающий этот процесс.

Автохория — наиболее простой способ распространения, осуществляемый без посредников. При этом происходит либо активное разбрасывание семян при вскрывании с помощью особых структур, либо самопроизвольное опадение диаспор под действием силы тяжести. Так, коробочки фиалок сначала вскрываются тремя створками, а затем семена выталкиваются сжатием створок в зоне плацент. У кислицы семена выбрасываются из коробочки при разрыве наружного слоя семенной кожуры, не выдерживающего напряжения, создаваемого находящимся под ним сахаросодержащим слоем. Бешеный огурец разбрасывает семена при очень высоком тургорном давлении, создаваемом в зрелом плоде. Плод отрывается от плодоножки, и через образующееся внизу отверстие жидкое содержимое вместе с семенами с силой выбрасывается.

Наиболее простой тип автохории — *барохория*, когда плоды опадают под действием собственного веса, как крупные плоды некоторых пальм, например, сейшельской, весом несколько килограммов, каштана, дуба и т. д.

Анемохория осуществляется с помощью ветра. Это самый эффективный способ диссеминации. Число анемохорных видов очень велико, они характеризуются высокой семенной продуктивностью, диаспоры разносятся ветром в любое время года.

У анемохорных растений есть ряд приспособлений для распространения плодов таким способом. Это, прежде всего, образование очень мелких, пылевидных семян, свойственных грушанковым и орхидным. Масса их семян не превышает 0,003 г, а семян паразитического растения заразихи — 0,001 г. Естественно, такие семена легко разносятся ветром.

Семена растений открытых обитаний имеют аэростатические приспособления в виде волосков, образующихся не только на плодах, как у многих сложноцветных, но и непосредственно на семенах (ива, тополь, хлопчатник).

Планирующие плоды снабжены крыловидными выростами: крылатки вяза, клена, ясеня. В полете эти плоды вращаются, их падение постепенно замедляется.

У представителей диптерокарповых, растущих в Юго-Восточной Азии, на юге Китая, в Новой Гвинее и Африке плод орех снабжен сильно разрастающимися крыловидными долями чашечки, иногда их только 2. Далеко по воздуху они не разносятся, так как в тропических лесах ветра почти не бывает, а обычно падают вниз, вращаясь вокруг вертикальной оси. Однако сильный ветер, бушующий над лесом, способен не только сорвать плоды с деревьев, но и унести их на расстояние нескольких десятков метров от материнского растения.

Для пустынных обитаний характерны растения «перекати-поле». Перекатывание оторвавшихся от земли растений не всегда связано с диссеминацией, если надземная часть растения отрывается после плодоношения. Но у некоторых видов качима, синеголовника перекатывание растений служит и для очистки территории и для распространения диаспор.

Баллистохория — разбрасывание семян с помощью вегетативных органов, раскачиваемых разными агентами. Для таких растений характерны изгибы плодоножек. Их поникание у вскрывающихся плодов способствует высыпанию семян. Это явление свойственно гвоздичным, колокольчиковым, заразиховым и другим растениям, для которых характерно раскачивание вегетативных органов или соцветий.

Гидрохория — перенос диаспор водой — всегда связана с наличием особых приспособлений. Это, прежде всего, защита семян от смачивания и плавучесть — способность держаться на поверхности воды. Диаспоры частухи, рдеста держатся на воде от 2 до 10 дней, а плодики стрелолиста — неделями и даже месяцами. Уникальный пример гидрохории — плоды тропической энтады, которые разносятся морскими течениями и нередко попадают в моря Северного океана.

31 Зак. 53

Зоохория — распространение плодов и семян с помощью животных. Даже моллюски и дождевые черви разносят плоды мускусницы, что впервые отметил Ч. Дарвин. Однако из беспозвоночных животных наибольшую роль играют муравьи (*мирмекохория*), обладающие сложным инстинктом запасания и обработки корма. Обычно они переносят односеменные сухие плоды и семена, защищенные от повреждения прочными покровами и имеющие приманки — *элайосомы* (разновидность ариллусов), богатые маслом и другими питательными веществами. Элайосомы содержат также летучие вещества, привлекающие насекомых.

Есть данные, что в Бразилии плоды 16 видов растений распространяют рыбы. Участие в этом процессе принимают черепахи, привлекаемые оранжево-красной окраской диаспор и запахом. Однако наибольшую роль в распространении плодов играют птицы и разные млекопитающие вплоть до обезьян.

Орнитохорные плоды не имеют запаха, окраска их яркая, часто контрастная. Это соответствует слабому обонянию и острому зрению птиц. Млекопитающие используют те же плоды, что и птицы, но для них большую роль играет запах.

Зоохория осуществляется 3 способами. *Эндозоохория* характеризуются тем, что животные поедают диаспоры, не переваривая семена, которые проходят через пищеварительный тракт и выводятся наружу. Естественно, наибольшим спросом пользуются сочные плоды.

Синзоохория — растаскивание диаспор и отложение их про запас.

Крупные ореховидные диаспоры, богатые маслом, крахмалом, белками, поедают птицы и грызуны, полностью их разрушая. Но крупные диаспоры с прочным одревесневшим перикарпием они уносят в гнезда или специальные «кладовые» для запаса кормов. Агентами синзоохории служат птицы (кедровки, сойки, дятлы) и грызуны (белки, бурундуки, мыши). Весьма прогрессивная форма синзоохории — мирмекохория.

Эпизоохория — случайный перенос диаспор, прикрепившихся прицепками или прилипших к проходящим животным.

Антропохория — распространение диаспор, связанное с деятельностью человека. Благодаря трансконтинентальным перевозкам в Европу завезены бодяк, элодея, овсюг, а в Америку — подорожник. Эти растения легко натурализовались в новых условиях. Увеличилось число сорняков, приспособившихся к ритму развития культурных растений. Кроме того, человек создал новые фитоценозы, обогатил флору не возделываемыми раньше растениями, разработав способы их размножения и распространения.

Особенности растений состоят в сочетании разных способов диссеминации, возникших многократно в развитии растительного мира на основе экологических адаптаций. Только такое многообразие способов диссеминации позволяет растениям занимать разные экологические ниши.

Благодаря диссеминации расширяется площадь, занимаемая популяцией или видом растения, осуществляется равномерное распределение особей в популяции, достигается более высокий эффект перекрестного опыления, происходит заселение свободных участков суши и «уход» от неблагоприятных факторов (очагов болезни, вредителей, изменившихся почвенных условий).

Сыграв положительную роль в обогащении флоры разных районов Земного шара, создав огромное число сортов культурных растений, человечество в то же время ежедневно и ежечасно наносит непоправимый вред растительному покрову Земли. Человек достиг высокого технического прогресса, улучшив условия своей жизни ценой уничтожения лесных насаждений, ликвидации многих популяций растений, которые не выдержали действия вредных техногенных факторов, загрязнивших атмосферу, водоемы, почву. И никакие кадастры редких и исчезающих растений, никакие Красные книги не помогут, пока население Земли не разработает действенных мер бережного отношения к природе вообще и растительному миру в частности.

Дополнительная литература

Александров В. Г. Анатомия растений. 4-е изд. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. и др. Атлас по описательной морфологии высших растений. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956–1990.

Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 69 с.

Барыкина Р. П., Кострикова Л. Н. и др. Практикум по анатомии растений. М.: Высшая школа, 1979. 224 с.

Василевская В. К., Баранов М. П., Борисовская Г. М. Основные направления эволюции вегетативных органов высших растений // Эволюция функций в растительном мире. Тр. биол. НИИ ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. Вып. 36. С. 142–161.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с.

Васильев А. Е. и др. Анатомия и морфология растений. 2-е изд. М.: Просвещение, 1988. 480 с.

Вехов В. Н., Лотова Л. И., Филин В. Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений (вегетативные органы). М.: Изд-во МГУ, 1980. 192 с.

Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. зап. Калужск. гос. пед. ин-та. 1964. Вып. 13. С. 3–179.

Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л.: Наука, 1972. 144 с.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л.: Наука, 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 192 с.

Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование. М.: Сов. наука, 1947. 158 с.

Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 367 с.

Грутенко Е. В. Что нам стоит многоклеточность? Новосибирск: Наука, 1985. 136 с.

Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 206 с.

Дарвин Ч. Приспособление орхидных к оплодотворению насекомыми // Полн. собр. соч. Т. IV. Кн. 1. М., 1928. 307 с.

Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М.—Л.: Сельхозгиз, 1939. 340 с.

Двораковский М. С. Экология растений. М.: Высшая школа, 1983. 190 с.

Жизнь растений. Т. I. М.: Просвещение, 1974. 487 с.; Т. IV. 1978. 448 с.; Т. V(I, II). 1980–1981. 430 с., 511 с. Т. VI. 1982. 544 с.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 288 с.

Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.

Каден Н. Н. Генетическая классификация плодов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. 1947. № 12. С. 31–42.

Карташова Н. Н. Строение и функции нектарников цветка двудольных растений. Томск, 1965. 195 с.

Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. Ботаника. Систематика растений. 7-е изд. М.: Просвещение, 1975. 608 с.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.

Кречетович Л. М. Вопросы эволюции растительного мира. М.: Изд-во Моск. об-ва испыт. природы, 1952. 351 с.

Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А. и др. Ботаника. Т. I: Анатомия и морфология растений. 7-е изд. М.: Просвещение, 1966. 424 с.

Курс низших растений / Под общ. ред. М. В. Горленко. М.: Высшая школа, 1981. 520 с.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.

Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 452 с.

Лотова Л. И. О классификации меристем // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 1977. № 2. С. 64–75.

Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 157 с.

Лотова Л. И. Микроструктура коры основных лесообразующих лиственных деревьев и кустарников Восточной Европы. М.: KMK Scientific Press, 1998. 113 с.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Сравнительная анатомия высших растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 80 с.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия стеблей и вторичных проводящих тканей древесных растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 60 с.

Меликян А. П. Опыление цветковых растений // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М.: ВИНИТИ, 1991. С. 3–50.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 120 с.

Мейер К. И. Происхождение наземной растительности. 3-е изд. М.—Л., 1937. 140 с.

Мейер К. И. Морфогения высших растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1958. 254 с.

Мейер К. И. Практический курс морфологии архегониальных растений. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 219 с.

Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 169 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л.: Наука, 1979. 111 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949. 524 с.

Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. М.: Сов. наука, 1955. 432 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Синнот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963. 590 с.

Сладков А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 270 с.

Сладков А. Н. Размножение растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1994. 79 с.

Сравнительная анатомия семян. Т. I–V. Л.: Наука, 1991–1996.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. Т. I. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л.: Наука, 1964. 236 с.

Тихомиров В. Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений // Проблемы филогении растений. М.: Наука, 1965. С. 175–189.

Тихомиров В. Н. Гипноз цвета в проблеме происхождения покрытосеменных растений // Современные проблемы филогении растений. М.: Наука, 1986. С. 31–33.

Тихомиров В. Н. О плодах и соплодиях // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Биол. 1989. Т. XCIV. № 3. С. 59–65.

Фегри К., Л. ван дер Пэйл. Основы экологии цветения. М.: Мир, 1982. 379 с.

Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Т. I–IV. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956–1979; Наука, 1986–1990.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979. 192 с.

Ченцов Ю. С. Общая цитология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. 384 с.

Шенников А. П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений. Кн. 1, 2. М.: Мир, 1980. 560 с.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. 282 с.

Яценко-Хмелевский А. А., Лебеденко Л. А. Эволюция водопроводящей системы высших растений // Эволюция функций в растительном мире. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. С. 122–144.

Указатель терминов

Абортирование 340
Автогамия 446, 447
Автотрофность 17
Автохория 488
Адвентивная эмбриония 464
Акропетальный 123, 132, 150, 247, 262, 281, 343, 401
Алейрон 94–96, 462, 469, 470, 481
Аллогамия 446
Аллоризия 264
Альбедо 482
Альбуминовые клетки 91, 92
Амилодекстрин 95
Амилоза 95
Амилопектин 95
Амилопласты 83, 95
Амфигастрии 67
Амфимиксис 463, 464
Аналогия 112, 198, 340–342, 385, 391, 396, 405
Андрогинофор 430
Андродиэция 443
Андромоноэция 443, 448
Андроцей 406, 410, 411, 421, 424, 430
двубратственный 423, 424
многобратственный 424
однобратственный 424
Анемофилия 449–451, 457
Анемохория 488, 489
Анизотомия 32
Анизофиллия 226, 230
Антенна 327, 328
Антеридиальная клетка 386, 389–392
Антеридий 24–26, 360–362, 364–370, 373–376, 378, 379, 382–384, 389, 392, 395
Антеридиофор 364, 366
Антиподы 440–442
Антодий 405, 455
Антостробил 398
Антохлор 54, 419
Антоциан 29, 54, 223, 258, 419, 465
Антропохория 490
Анцестральный 400
Апертура 47, 48, 79, 193, 203, 428, 429
Апикальное доминирование 346
Апланоспора 26, 350
Апогаметия 463
Апокарпия 432, 434, 436, 477, 478, 480–482, 488
Апомиксис 463, 464
Апопласт 275, 276
Апоспория 463
Аппарат Гольджи 13, 77, 81, 86, 98
Аппозиция 46
Ареола 249, 341
Ариллоид 466, 467
Ариллус 466, 467, 471, 486, 487, 490
Архегоний 24–26, 360–362, 364–369, 371, 373, 374, 376, 378, 379, 382, 383, 385, 387–389, 391–393, 395, 441–443
Археспорий 357, 372, 390, 425, 426, 463, 464
Ассимилятор 21–23, 74
Ассимиляция 33, 36, 72, 75, 182, 196, 211, 242, 247, 276, 343
Атрихобласт 68, 275, 345
Аттрактант 453–456
Ауксибласт 130
Аэренхима 38, 112, 113, 165, 166, 223, 298–300, 338, 339, 473

Базипетальный 150, 180, 281, 282, 343, 401
Баллистохория 489
Барохория 488
Белковые клетки 98
Береста 63, 208
Бетулин 63
Биоморфа 128
Бластофага 455, 456
Борозда 236, 328, 392, 429
Брактея 400
Брахибласт 130, 254
Брюшной шов 430, 481

Вайя 139, 213
Вакуоль 10–13, 19, 40, 45, 54–56, 68, 69, 72, 81, 86, 87, 91, 93–95, 97, 105, 112, 126, 135, 258, 266, 309, 440, 441
Валлекулярная полость 143, 172
Вегетативная диаспория 350, 352, 354
Веер 224, 237, 403, 404
Веламен 38, 39, 70, 97, 337
Венчик 406, 410, 411, 413, 417–421, 425, 445, 448, 449, 453, 454
двугубый 418, 420
ложно-язычковый 418
мотыльковый 418, 419
язычковый 418, 420
Веретеновидная клетка 55, 186–189
Верхушка побега 39, 42, 45, 52, 123–125, 128, 129, 132, 136, 148, 162, 227, 232, 243, 310, 311, 316, 321–324, 359, 371, 386, 400
Весла 419
Ветвление 18, 21, 31–33, 125, 132, 135, 160–162, 250, 251, 262, 266, 268, 275, 288, 308, 400, 402, 436
боковое 32, 132, 249, 250, 261, 268, 288, 402
верхушечное 31, 132, 135
дихотомическое 31, 32, 132, 133, 288
моноподиальное 32, 132, 133, 288, 401
псевдо-дихотомическое 132, 133
симподиальное 32, 132, 133, 401
Вивипария 354
Вислоплодник 477, 483, 484
Висцин 429, 487
Влагалище 103, 125, 153, 154, 167, 169, 171, 178, 218–221, 229, 233, 251, 252, 254, 468
Внеплодник 476
Внутриплодник 116, 476
Водоросли 14, 15, 18–27, 30, 36, 41, 66, 84, 343, 350, 357, 360, 361
Волокно 83, 92, 114, 115, 117, 189, 196–198, 205–209, 212, 255, 257, 279, 471, 472, 476
древесинное 83, 189, 199, 202, 203, 205, 210
лубяное 38, 92, 117, 213
протофлоэмное 178
склеренхимное 114, 116, 142
Волосок 59–62, 67, 100, 483
абсорбирующий 66
ветвистый 59
головчатый 61
жгучий 61
железистый 61, 101
звездчатый 59, 60
корневой 67, 275, 276, 285
кроющий 59, 61, 62, 98, 242
ловчий 102
многорядный 59
пельтатный 61
пузыревидный 59
Воронковидная клетка 100, 368
Воспроизведение 322, 348, 349, 360, 367, 374
Вскрывание плодов 474, 485
дорзальное 478
локулицидное 482, 484
септицидное 482, 484
сутуральное 479, 481
Выводковые корзинки 344, 354
тела 349, 354

Галофиты 309
Гамета 15, 18, 24, 349, 360, 361, 369, 386, 392, 395, 441, 443, 463
Гаметангий 24, 26, 50, 360, 361, 364, 367, 374, 443
Гаметофит 24–26, 40, 70, 349, 359–362, 364, 367, 369–372, 376, 385, 386, 388, 389, 395, 397, 440–442, 449, 465
Гармомегат 392
Гаусторий 70, 336, 340, 366, 367, 369, 371, 374, 376, 389, 462, 468
Гейтеногамия 446, 448
Гемицеллюлоза 14, 46, 48, 68, 96, 258, 319, 462, 470
Генеративная клетка 20, 427
Генофор 10, 13
Геотропизм 16, 120, 262, 273, 339
Гесперидий 482
Гетерокарпия 474, 475
Гетероморфизм 448
Гетероспермия 473, 474
Гетероспория 361, 362, 372, 379, 383, 396
Гетеростилия 448

Гетеротрофность 17, 18
Гетерофиллия 229, 230, 297
Гиалиновые клетки 38, 70, 97, 309
Гиалоплазма 40, 55, 86, 93, 96
Гигрофиты 296, 301, 302, 311
Гидатода 38, 98, 100, 101, 105, 111, 243, 252, 302
Гидропота 102, 297
Гидрофиты 296
Гидрохория 489
Гидроциты 250, 487
Гинецей 406, 411, 430, 432, 436, 474, 478, 481, 485, 488
  апокарпный 434, 436, 477, 478, 488
  лизикарпный 435, 436, 478
  паракарпный 435–437, 478
  синкарпный 435, 436, 478, 482, 484, 487, 488
  ценокарпный 433, 435, 436
Гинодиэция 443
Гиномоноэция 443, 448
Гинофор 430
Гипантий 408, 414, 425, 474, 479, 480, 484
Гиподерма 97, 178–180, 242, 254–256, 304, 305, 308, 416, 472
Гипоксилия 213
Гистогены 145, 269
  дерматоген 145, 146
  периблема 145, 146
  плерома 145, 146
Глазки 318, 340, 346
Гликоген 18
Гликокаликс 14
Глобоид 94, 95
Глобулин 95
Глюкозиды 94
Годовой прирост 182, 192, 195, 200, 202, 203, 210
Гоморизия 263, 264
Граны 54, 55, 72
Грибница 18
Грибы 9, 18, 27, 35, 49, 53, 116, 265, 266, 268, 274, 360, 374, 382
Гумми-арабик 50
Гуммоз 50, 107
Гуттаперча 110, 178, 207
Гуттация 98, 101
Девон 31, 169
Дедифференциация 41, 350
Декапитация 346
Деление антиклинальное 42, 187, 233, 289
  ложно-поперечное 187, 188
  периклинальное 43, 63, 65, 70, 123, 215, 232, 233, 237, 257, 289, 425, 426, 476
  поперечное 85, 170, 171, 188, 189, 382
  радиальное 187
  тангентальное 77, 185, 186, 189, 286, 425
Дерматокалиптроген 272
Детки 321, 322, 352
Диаграмма 409, 411
Диада 427, 429, 441
Диаспора 17, 348, 350, 352–354, 362, 465, 474, 488–490
Диафрагма 18, 27, 298
Диктиосома 40, 69, 81
Дилатация 183, 212
  диффузная 183, 208
  лучевая 183, 196, 208
Диморфизм 443, 449
Диплостемония 411
Дисахариды 93
Диссеминация 473, 488–491
Дистальный 123, 124, 357, 392
Дифференциация 6, 12, 13, 20, 21, 23, 26, 34–36, 38–43, 45, 46, 48, 50–52, 63, 68, 76, 83–87, 89, 92, 98, 111, 116, 119, 123, 132, 137, 145, 151–153, 160, 170, 171, 178, 185, 189, 211, 218, 232, 256, 261, 268, 275, 295, 343, 344, 346, 361, 371, 392, 395, 399, 424, 425, 432, 440, 441, 465, 467
Дихазий 402, 403
Дихогамия 448
Дихоподий 32
Дланевидные клетки 243, 244
Дорзальный 478
Дорзивентральный 16, 218, 345, 399
Древесина 38, 39, 49, 75, 76, 92, 107, 176, 182, 184, 186, 189, 190, 192, 199–203, 205, 209–213, 215, 287, 293, 336, 356

вторичная 118, 176–178, 180, 182, 186, 188, 213
заболонная 184
креневая 212
первичная 180, 181
спелая 184
тяговая 212, 213
ядровая 184, 203, 287
Друзы 105, 207, 246
Дубильные вещества 29, 63, 97, 105, 126, 153, 159, 195, 421, 476
Дыхальце 74

Жгутики 15, 18, 20, 370, 378, 389, 392
Железки 38, 98, 102, 103, 105, 111, 327–329, 425
пельтатные 102
солевые 102, 309
Желудь 483
Живица 184, 195
Живорождение 354, 355
Жизненные формы 128, 396
гемикриптофиты 129
криптофиты 129
терофиты 129
фанерофиты 129
хамефиты 129
Жизненные циклы 24, 349
Гаплонтный 24, 25
Гетероморфный 24–26, 349
Диплонтный 24, 25
Изоморфный 24, 25
Жилкование 242, 247
дихотомическое 247
дуговидное 248
закрытое 247
краевое 249
открытое 247
пальчатое 248
параллельное 248, 252
перистое 248, 249
петлевидное 249
сетчатое 248, 249

Завиток 404
Завязь 104, 398, 407, 408, 411, 430–434, 436, 437, 439, 447, 451, 463, 465, 474, 482, 485, 487
верхняя 408, 477, 481
нижняя 408, 409, 412, 475, 477, 478, 484
полунижняя 409, 434
Задний дворик устьица 54
Замыкающий слой 65
Заполняющая ткань 42, 64, 65
Зародышевый мешок 438, 440, 442, 459, 460
биспорический 441
моноспорический 441
тетраспорический 441
Защитный слой 259, 473
Зигота 6, 24, 40, 119, 343, 344, 347, 360–362, 367, 374, 376, 379, 389, 392, 395, 459, 462, 464
Зонтик 16, 328, 404, 405
Зонтичек 405
Зооспора 14, 15, 18, 26, 350
Зоохория 489, 490

Идиобласт 39, 54, 105, 111, 166, 242, 246, 331
Извилина 403, 404
Изоспория 361, 372, 383
Изотомия 31
Инвагинация 236, 408
Индузий 379–381, 383, 384, 387
Инициальные клетки 41, 42, 77, 91, 135, 136, 145, 233, 269, 271, 272, 408, 425
Инициальный слой 185, 186, 189, 272
Интегумент 388, 389, 391, 394, 395, 437–439, 459, 460, 463, 467, 471, 481
Интессусцепция 46
Интина 358, 359, 385, 391, 427–429, 451
Инулин 93, 94, 318
Испарение 33, 98, 180, 224, 302, 311, 381

Каллоза 88, 89, 259, 426, 427
Каллус 347, 355, 356
Камбиальная зона 178, 183, 185, 186, 189, 192, 196, 199, 286, 290, 291, 356

Камбий 38–40, 43, 63, 75–77, 82–84, 91, 98, 118, 150, 152, 176, 177, 180, 182, 184–187, 189, 190, 196, 197, 208, 212–216, 250, 283, 286, 318, 330–332, 347, 356
добавочный 215, 331, 333
межпучковый 155, 158, 159, 286
неярусный 186, 187
пучковый 158, 159, 286
ярусный 186, 188
Камедь 50, 107, 108, 259
Каменистые клетки 116, 117, 197, 202, 389
Кантарофилия 449
Каприфига 456
Карбон 176
Каринальный канал 144
Кариотип 11
Каротиноиды 258, 295, 419
Карпелла 430
Карпология 465, 478
Карункула 467
Катафилл 256, 257
Каудекс 350
Каулифлория 401
Каучук 110, 178
Кисть 401, 403–405
Кладодий 322, 323, 339, 340, 345
Клейстогамия 447
Клетка-ножка 389, 392
Клетки Страсбургера 91, 92, 198, 211
Клетки-спутницы 91
Клон 349, 446
Клубень 268, 316, 318, 319, 344
Кожица 35, 39, 73, 312, 476
Колеоптиль 468
Колеориза 468
Колленхима 38, 39, 73, 113, 115, 116, 153, 178, 251, 298
пластинчатая 113, 114, 153
рыхлая 113, 115, 153
уголковая 113, 153, 166
Колония 20
Колос 372, 375, 377, 404
простой 404
сложный 404
Кольцо 100, 129, 140, 148, 150–153, 156, 159, 160, 162, 164, 167, 182, 183, 250, 381, 382
Колючка 303, 323–325, 336, 340, 341
Конвергенция 7, 341, 342
Конус нарастания 38, 40, 42, 52, 108, 116, 119, 123, 125–127, 129, 132, 134–136, 140, 144–148, 156, 162, 174, 216, 218, 232, 233, 238, 241, 257, 261, 262, 279, 314, 316, 321, 340, 341, 347, 367, 408, 463
Кора первичная 93, 105, 108, 137, 138, 140, 141, 145, 148, 150–153, 156, 159, 166, 167, 169–171, 178, 180, 182, 183, 214, 216, 259, 268, 269, 271, 272, 276–279, 281, 287–291, 309, 316, 330, 336, 337, 339
Корень 23, 62, 75, 120, 261–263, 265, 266, 275, 278, 282, 288, 291, 313, 331, 332, 335–337, 343, 353, 374
ассимилирующий 337, 339
боковой 121, 122, 261, 262, 264, 265, 267, 268, 288, 289, 291, 329, 334, 345, 346
воздушный 70, 97, 326, 336, 339
главный 121, 122, 262–265, 267, 282, 289–291, 318, 329, 330, 345, 346
досковидный 335, 340
дыхательный 112, 338
зародышевый 119, 120, 262, 315, 392, 462, 467, 468
контрактильный 311, 334
придаточный 122, 141, 374
ходульный 335, 340
Корзинка 16, 403–405, 420
Корка 65, 183, 184, 199, 208, 212, 309
кольцевая 208
чешуйчатая 183, 199, 208
Корневая поросль 125
Корневая система 120, 122, 259, 263–265, 268, 303, 305, 306, 308, 311, 312, 346, 350, 356
Корневая шейка 120, 121, 262
Корневище 17, 89, 93, 128, 137, 139–141, 144, 166, 174, 227, 257, 277, 296, 310, 315–319, 322, 334, 339–342, 345, 350, 351, 353
Корневой клубень 353
Корневой чехлик 50, 69, 269, 272
Корнеплод 93, 329–331, 339
Коробочка 110, 367, 369–371, 481, 482, 484, 485, 487, 488
Коронка 419
Корреляция 6, 343, 346, 473

Костянка 475, 479, 482, 484, 487, 488
Крахмальные зерна 56, 91, 95, 110, 153, 197, 206, 207, 273, 476
Кремниевые тельца 252
Криофиты 308
Крипта 305
Кристаллы 11, 93, 95, 105, 106, 110, 153, 159, 196, 198, 207, 246, 259, 308, 476
Крыночка 477, 482, 483
Ксеногамия 446, 447
Ксерофиты 297, 302, 303, 306, 311
Ксилема 35, 38, 39, 43, 75–78, 80, 82–84, 86, 89, 92, 93, 102, 113, 137, 138, 140, 142, 152, 164, 167, 170, 171, 174, 176, 185, 247, 250, 251, 254, 268, 275, 276, 278, 280, 282, 283, 289, 298, 301, 316, 331, 340, 343, 346
  вторичная 39, 76, 79, 82, 83, 91, 152, 286, 331
  метаксилема 75, 79, 82, 164, 170, 278
  первичная 39, 76, 79, 83, 91, 149, 151, 152, 164, 170, 213, 215, 247, 278, 280, 283, 285, 286, 289, 290, 341, 346
  протоксилема 75, 137, 278, 283
Кузовок 477, 482, 487
Кутикула 35, 49, 52–54, 59, 62, 68, 100, 101, 105, 180, 242, 244, 245, 251–255, 294, 297, 298, 300, 302, 304–308, 310, 311, 421, 426, 469, 473, 481
Кутин 49, 50, 53
Кутинизация 49

Ламинарин 26
Латекс 110
Лейкопласты 17, 53, 54, 95, 98, 112, 224, 388
Лепесток 413, 417–419
Лептоиды 84
Лептоспорангиатность 379
Лиана 82, 213–216, 326, 327, 336, 396
Либриформ 38, 83, 117, 189, 199, 203, 210–213, 280, 287
Лигнин 48, 49, 77, 137
Лизосомы 13, 77
Лист верховой 227, 229, 231
  кранцевый 252
  низбегающий 226
  низовой 231, 319, 334
  полустеблеобъемлющий 226
  простой 408, 475
  развитие 246, 325
  расчлененный 224, 234
  световой 226, 229, 294, 295
  сидячий 219, 226, 416
  сложный 16, 113, 213, 224, 234, 236, 325
  стеблеобъемлющий 226
  теневой 294, 295
  черешковый 226, 229
  эрикоидный 311
Листец 352
Листовая мозаика 226, 293
Листовая пазуха 122
Листовая пластинка 16, 40, 62, 70, 97, 101, 116, 161, 163, 218, 220, 222–224, 226, 233, 234, 236, 237, 241–243, 245, 247–252, 254, 295, 298, 301, 302, 305, 309, 311, 325, 326, 328, 329, 345, 379, 381, 430
  амфистоматическая 242, 308
  бифациальная 245, 294, 311
  гипостоматическая 243, 256
  изолатеральная 245, 246, 294, 306
  радиальная 246
  унифациальная 245, 246
Листовая подушка 178, 180
Листовая розетка 238, 326, 327, 329, 330, 351
Листовка 475, 478–480
Листовой бугорок 123, 124, 129, 147, 148, 150
Листовой рубец 129, 259
Листовой цикл 239
Листопад 257, 259, 296
Листорасположение 159, 238, 239, 241, 293
  мутовчатое 238, 239, 345
  очередное 239, 240, 345
  супротивное 238, 239, 345
Листосложение 127, 236, 430
Литоцисты 106
Лодикулы 414, 416
Лодочка 418, 419

Луб 38, 39, 75, 92, 176, 178, 180, 182–186, 188–190, 196–198, 205, 207, 208, 211–215, 287, 356
вторичный 178–180, 182, 183, 186, 188, 207
мягкий 92, 196
первичный 181, 207
твердый 92, 196, 205, 207, 208
Луковица 17, 93, 95, 105, 130, 227, 296, 315, 319–321, 339–341, 352
пленчатая 319, 320
черепитчатая 320
чешуйчатая 319, 320
Луковичка 321, 322, 352
Луч 29, 32, 35, 61, 73, 83, 89, 112, 138, 158, 178, 183, 186, 188–190, 192, 195, 197, 199, 203, 278, 285–287, 289, 292, 294
агрегатный 203
гетероцеллюлярный 195, 198, 203, 205
гомоцеллюлярный 190, 195, 198, 203, 205
лубо-древесинный 178, 186, 190, 286, 290, 291, 347
паренхимный 192, 198, 205, 285, 286, 330, 331
сердцевинный 149, 151, 152, 156, 158, 162, 174, 286, 291, 316
Лучевые инициали 186, 188–190, 286
Лучевые трахеиды 192, 195

Макрофилльные растения 33
Мангровые растения 301, 309
Масляные клетки 38, 105, 196
Массула 384, 429
Материнские клетки ксилемы 185
Материнские клетки флоэмы 185
Матрикс оболочки 46, 50, 68
Мегаспора 361, 362, 375, 376, 384, 385, 387, 388, 397, 437, 440–442, 463
Мегаспорангий 362, 375, 383, 384, 386–388, 395, 437, 439, 440
Мегаспорогенез 441
Мегаспорофилл 375, 385–388, 391, 396–399, 430
Мегаспороцит 387, 440, 463, 464
Мегастробил 386, 388, 391, 394
Междоузлие 21, 43, 122–125, 129, 140, 143, 144, 160, 164, 167, 169, 171, 174, 178, 220, 238, 263, 274, 283, 293, 319, 344, 351, 377, 400
Межклетник 35, 38, 49, 54, 64, 65, 73, 74, 97, 106–108, 111, 112, 114–116, 153, 195, 224, 243, 244, 246, 253, 275, 276, 294, 298, 299, 301, 304, 306, 311, 339, 419, 459
Межклеточная пластинка 12, 14
Межплодник 476
Мезогамия 459
Мезозой 176, 211, 362
Мезом 31, 33
Мезофилл 73, 92, 93, 100, 242, 243, 246, 250–252, 256, 257, 281, 294, 305, 306, 341, 416, 417, 430, 476
губчатый 73, 243, 244, 246, 247, 256, 294, 297, 298, 300–302, 306, 311, 346
складчатый 256
столбчатый 73, 243–247, 256, 294, 297, 301, 302, 306, 308, 311, 346
Мезофиты 296, 302, 304–306
Мейоз 11, 12, 24, 26, 349, 427, 441
Мейоспора 24, 349, 357
Мембрана поры 40, 47, 48, 79, 81
Мерикарпий 482–484, 488
Меристела 140, 172, 215
Меристема 36, 38–43, 45, 51, 57, 63, 68, 75, 84, 85, 97, 98, 112, 134–136, 148, 163, 189, 216, 257, 261, 268, 283, 288, 289, 321, 347, 350, 352, 354–356, 368, 408
апикальная 42, 43, 116, 119, 135, 144, 145, 148, 169, 170, 218, 241, 261, 268, 269, 271–274, 288, 289, 356, 368, 401, 408, 430
боковая 43, 162, 269
верхушечная 42, 43, 400
колончатая 42
краевая 236, 247, 408
латеральная 43, 176, 216, 286
маргинальная 42, 234, 235, 257
массивная 42
общая 43, 273
ожидания 148
основная 42, 72, 97, 98, 112, 113, 116, 136, 137, 148, 150, 279

остаточная 116, 148
первичная 43, 162, 216
производная 39, 41, 43, 72, 97, 98, 112, 113, 116, 117, 135, 137, 269, 272
специальная 43, 136, 148
Метаксилема 75, 78, 79, 82, 139, 142, 144, 151, 164, 167, 253, 276, 278–280, 283, 284
Метамерия 15
Метаморфоз 297, 313, 314, 324, 339, 340, 349
Метафлоэма 75, 91, 92, 151, 168, 170, 278, 279
Метелка 403, 404
Микориза 35, 265, 266
Микотрофы 266
Микропиле 386–388, 391, 393–395, 437–440, 459, 465–467
Микропилярная трубка 394
Микроспора 362, 375, 376, 383–385, 387, 390, 391, 426–429
Микроспорангий 362, 375, 376, 383–387, 389–391, 398, 399, 421–423, 425
Микроспорогенез 396
Микроспорофилл 375, 376, 385–387, 389, 390, 396, 398, 399, 421, 422
Микроспороцит 385, 390, 425–427
Микрофибрилла 46–48, 68, 88, 473
Микрофилльные растения 33, 34, 139, 171
Миксотеста 471
Минерализация 50, 309
Митоспора 350
Митохондрия 12, 13, 19, 40, 72, 86, 87, 91
Мицелий 18
Млечник 23, 38, 98, 108–111, 153, 159, 166, 207, 247
Млечный сок 108, 110, 111
Млечный сосуд 109
Многокостянка 475, 479, 480
Многолистовка 475, 477–479, 481
Многоорешек 477, 479, 480
Моносахариды 93
Монохазий 403–405
Морфогенез 6, 40, 343
Морфология 5–8, 36, 144, 236, 292, 314, 343, 429, 474
Мочевина 18

Надсвязник 422
Настии 15, 16
Нектар 102, 104, 105, 329, 425, 452–454, 456
Нектарник 98, 104, 105, 328, 417, 433, 434, 449, 454, 457
Нуклеоид 10
Нутации 15, 16
Нуцеллус 386–389, 391, 392, 394, 395, 437–441, 459, 460, 462, 470, 471, 481

Обдиплостемония 411
Обертка 403, 405
Оберточка 403, 405
Оболочка клетки 14, 15, 17, 23, 37–39, 45, 46, 49, 51, 56, 63, 64, 68, 70–72, 77, 84, 87, 92, 105, 106, 108, 112, 115, 158, 169, 196, 251, 277, 347, 385, 434, 441, 470
Образовательное кольцо 148, 149, 151, 156, 160
Одревеснение 48, 50, 77, 79, 113, 115, 116, 118, 137, 197, 205, 210, 251, 340
Околоплодник 93, 108, 112, 440, 465, 469, 472, 473, 475, 479, 484
Околоустьичные клетки 54–58, 253
Околоцветник 394, 396–399, 406–411, 413–416, 418, 420, 421, 424, 425, 445, 447–450, 453, 457, 474, 475
Оксалат кальция 49, 50, 54, 95, 105, 106, 110, 112, 153, 159, 196–198, 206, 207, 244, 476
Олигомерия 432
Оогонии 24, 27
Опахало 403, 404
Оплодотворение 25, 119, 349, 360, 361, 365, 368, 382, 387, 389, 392, 395, 396, 440, 445, 446, 448, 451, 452, 458–461, 463, 474, 475
двойное 440, 459, 463
Опробковение 49, 50, 63, 170
Опушение 59, 60, 62, 126, 127, 224, 242, 294, 305, 308, 309

Опыление 16, 312, 388, 389, 391, 392, 405, 432, 444–459, 464, 475, 491
Органы вегетативные 19, 23, 38, 42, 62, 104, 105, 116, 119, 125, 302, 313, 339, 340, 342, 347, 350, 352, 354, 355, 463, 467, 489
репродуктивные 105, 364, 421
Орех 96, 116, 203, 259, 263, 280, 297, 337, 447, 470, 477, 482–484, 489
Орешек 477, 479, 480, 485, 487
Орнитофилия 452, 456
Орнитохория 490
Ортостиха 239–241, 262, 263, 345
Ослизнение 50, 81, 97, 100, 102, 273, 471
Осмотическое давление 56, 100, 115, 126, 260, 304, 306, 309, 366
Основные клетки эпидермы 52, 54, 59, 61, 68, 242, 256, 294, 306
Отводок 351, 355
Отгиб 418–420, 424
Отделительный слой 258
Отпрыск 311, 351

Палеозой 27, 362, 379
Папиллы 59, 60, 62, 417
Паппус 487
Паракладий 405
Параллелизм 341, 342
Парастиха 240, 241
Парафизы 368
Паренхима древесинная 184, 189, 203, 211, 212
лубяная 211, 212
лучевая 91, 196, 205, 208, 213
основная 93
тяжевая 83, 91, 170, 183, 189, 192, 194–199, 202, 205, 207, 208, 213, 287
Паренхотеста 471
Париетальный слой 425, 426
Партеногенез 463
Партенокарпия 475
Партикула 350
Партикуляция 350, 355
Парус 418, 419
Пектиновые вещества 14, 46, 48, 49, 108, 429
Пентозы 306
Первичное поровое поле 46, 47, 87–89
Перегородка плода 436, 482
ложная 436, 482, 485, 486
настоящая 436
Передаточные клетки 71
Передний дворик устьица 54
Перекати-поле 489
Перианций 366, 367
Перидерма 63–65, 126, 176, 177, 180, 182–184, 199, 208, 212, 214, 257, 259, 286, 287, 316, 318, 330, 332, 339, 347
Перимедуллярная зона 159, 179, 180
Перина 359, 428
Периплазмодий 357, 359, 426, 428
Перисперм 38, 93, 462, 468, 470
Периспорий 359, 377, 384
Перицикл 137, 138, 140–142, 144, 149, 151, 153, 154, 156, 159, 166, 167, 170, 173, 178, 213, 215, 216, 276, 278, 280, 281, 284–286, 288–291, 316, 331
Пероксисома 72
Перфорационная пластинка 81, 82
лестничная 80, 82, 142, 191, 200
простая 80, 82, 191, 200
Перфорация 48, 50, 79–82, 140
эфедроидная 80
Пестик 73, 406–408, 411, 414–416, 420, 421, 425, 432–434, 443, 445–448, 452, 454, 455, 459, 475
Пигменты 14, 17, 26, 54, 71, 108, 112, 223, 246, 258, 330, 419, 465
Пикировка 346
Пиренарий 477
Плазмалемма 10, 13–15, 40, 47, 71, 87, 277
Плазмодесма 12, 13, 20, 40, 45, 48, 55, 84, 87, 88, 96, 98, 108, 250, 275
Плазмодесменный каналец 45–47, 72, 84, 86, 88, 96
Пластиды 12, 13, 17, 23, 26, 71–73, 86, 91, 93, 95, 98, 224, 246
Пластохрон 123
Плацента 379–381, 383, 384, 430, 431, 434, 436, 437, 439, 482, 483, 485, 487, 488
Плацентация 431, 434, 435
диффузно-ламинальная 435
колончатая 436

осевая 436
паpиетальная 436
постенная 436
постенно-краевая 436
постенно-спинная 436
центрально-краевая 436
центрально-угловая 436
Плейохазий 402, 403
Плектенхима 18
Плеть 351
Плод 17, 49, 54, 73, 93, 94, 116, 117, 130, 156, 302, 312, 330, 349, 396, 416, 417, 421, 440, 445, 447, 463, 465, 473–490
Плодовое тело 18
Плодолистик 396–399, 406–408, 412, 420, 430–437, 448, 475, 476, 478, 479, 481, 482, 484, 485, 487
инволютный 431, 436
конгенитальный 431
кондупликатный 430–432, 436
Плодушка 130
Плоидность 13, 50, 349, 441
Плюска 483, 484
Пневматофор 339
Побег боковой 160, 341
главный 122, 130, 132, 314, 317, 319, 340, 346, 377, 402
годичный 124, 228
ортотропный 351
плагиотропный 226
придаточный 350
удлиненный 130, 316
укороченный 130, 254, 319, 324, 325, 341, 391, 400
элементарный 124
Подвой 346, 356
Подставка 364–367
Подустьичная полость 54, 56, 101, 255, 307, 310
Подчашие 416
Покоящийся центр 272, 273
Покрывало 357, 365, 379, 384, 403, 404
Полиада 429, 457
Полигамия 444
Поликотилия 467
Полиморфизм 399
Полисахариды 10, 14, 68, 88, 93
Полиэмбриония 392, 464
Поллинарий 429, 455
Поллиний 429
Половой процесс 11, 13, 24, 26, 349, 360, 362, 366, 369, 371, 374, 376, 379, 382, 385, 389, 392, 395, 463
гетерогамный 24
изогамный 24
оогамный 24
Полузонтик 401, 403
Полуситовидные поля 91
Полярность 6, 343–345, 356, 462
Померанец 477, 482, 483, 488
Пора 11, 12, 47, 48, 53, 63, 79, 83, 84, 100, 108, 114, 115, 142, 184, 190, 192, 195, 200, 202, 203, 210, 213, 287, 429
окаймленная 47, 48, 78–82, 92, 191–195, 200, 202, 210, 255
простая 47, 48, 83, 89, 93, 96, 115, 191, 194, 195, 198, 200, 203, 210, 217, 253
Поровость стенок водопроводящих элементов 48
беспорядочная 200
лестничная 79, 80, 82, 139, 142, 199, 200
очередная 80, 82, 194, 200
супротивная 80, 82, 194, 200
Почечные кольца 130
Почки адвентивные 125
боковые 133, 341, 346
вегетативные 126, 128, 371, 408
верхушечные 121, 122, 124, 132, 133, 148, 264, 324, 346
возобновления 125, 128, 180, 321
выводковые 17, 349
закрытые 125, 128, 129
коллатеральные 124, 125
открытые 125, 127
пазушные 121, 122, 124, 125, 130, 145, 160, 161, 163, 180, 263, 318, 321, 346, 353
сериальные 124, 125
спящие 125
Почкосложение 125, 127, 236, 385
Поясок Каспари 137, 255, 284
Предзародыш 389, 392, 393, 462, 463
Привенчик 415, 418, 419
Прививка 356
Привой 346, 356

Прилистник 16, 102, 104, 125, 219–222, 230, 233, 234, 325, 413, 414, 416
Примордий 232, 233
Присемянник 466, 467
Прицветник 400, 403–405, 416, 449, 451, 475, 484
Прицветничек 400, 475
Пробка 38, 39, 43, 49, 63–65, 117, 180, 183, 199, 205, 208, 286, 287, 347, 355
 губчатая 63, 199
 каменистая 63
Проводниковая ткань 434, 459
Проводящий пучок амфивазальный 75, 76, 166, 216, 288
 амфикрибральный 75, 76
 биколлатеральный 75, 76, 151, 152, 159, 250, 282
 закрытый 76, 144, 151, 163, 164, 216, 250, 252
 коллатеральный 75, 76, 152, 164, 174, 216, 250, 256, 281, 282, 286, 330, 331
 концентрический 75, 76, 138, 140, 166, 216, 250
 открытый 76, 151, 152, 286
 радиальный 75, 76, 278, 286, 339, 345
  диархный 330
  монархный 278
  полиархный 278, 279, 283
  тетрархный 278
Продуктивность 71, 177, 348, 489
 потенциальная 348
 реальная 348
Прозенхима 37, 46, 77, 84, 113, 115, 186, 189, 202, 367
Прокамбий 38–40, 42, 43, 75, 77, 82–84, 91, 92, 98, 116, 124, 136, 137, 140, 147–153, 156, 160, 163, 170, 171, 174, 185, 189, 233, 236, 247, 269, 278, 281, 283
Прокариоты 9, 10, 13, 18
Проксимальный полюс 358
Пролиферация 430
Пропускные клетки 279
Прорастание надземное 120, 374
 подземное 120, 283, 374
Проросток 120, 121, 123, 376, 387
Проталлиальная клетка 375, 377, 390, 391, 395, 429
Проталлиальная трубка 395
Протеинопласты 95
Протерозой 27
Протогиния 448
Протодерма 42, 62, 98, 116, 136, 137, 148, 150, 232, 269, 271, 272
Протокорм 374, 469
Протоксилема 75, 78, 80, 137, 142–144, 149, 151, 154, 159, 164, 167–169, 172, 177, 194, 276–278, 280, 281, 284
 мезархная 137, 138, 140, 171, 213
 центрархная 137, 138, 169
 экзархная 138, 171, 213, 278, 281–283
 эндархная 137, 138, 140, 173, 282, 283
Протонема 364, 365, 367, 370
Протопласт 12–14, 20, 45, 46, 49, 50, 55, 61, 63, 70, 77, 83, 86, 87, 97, 101, 104, 105, 108–110, 115, 116, 197, 275, 277, 356, 359, 367
Протофлоэма 75, 91, 92, 137, 149, 151, 153, 168, 179, 278–280, 282, 284, 310, 481
Псевдантовая теория происхождения цветка 397, 400
Психрофиты 307
Пылинка 385, 391, 427, 440, 451, 461
Пыльник 399, 406, 407, 411, 414, 417, 418, 422, 423, 425–427, 429, 430, 447–453
 интрорзный 429
 экстрорзный 429
Пыльца 59, 388, 392, 429, 445, 446, 448, 450–457, 460
Пыльцевая трубка 389, 390, 392, 393, 395, 427, 429, 440, 446, 452, 459
Пыльцевое зерно 385, 386, 388, 390–392, 395, 427–429, 447, 451, 457, 459, 461
Пыльцевход 386, 387, 395, 437
Пятно Каспари 137, 277

Равноспоровые растения 361
Развитие листа 140, 233, 237, 242, 246, 296, 408

внепочечное 129, 236, 237
внутрипочечное 233, 236, 242
Раздревеснение 49
Размножение 6, 7, 14, 15, 20, 26, 319, 322, 329, 344, 348, 349, 351, 355–357, 363, 371, 381, 389, 397, 463, 490
бесполое 357, 364
вегетативное 41, 125, 291, 315, 316, 319, 321, 332, 340, 346, 348, 350–352, 355, 356, 446
генеративное 20, 348, 349, 364, 396
микроклональное 356
половое 349, 367, 374
Растения архегониальные 26, 81, 84, 91, 119, 137, 148, 263, 283, 364, 449, 493
двудольные 464
двудомные 364, 385, 443, 450, 454
древесные 39, 63–65, 76, 83, 92, 102, 115, 117, 125, 130, 132, 159, 176–178, 180, 181, 183, 184, 186, 189, 192, 199, 200, 204, 205, 207, 209, 212, 226, 236, 264, 265, 275, 286, 293, 295, 302, 313, 339, 351, 352, 402, 449, 450, 493
монокарпические 445
однодомные 385, 443, 450
поликарпические 445
семенные 6, 135, 144, 146, 150, 171, 177, 250, 262–264, 277, 281, 282, 288, 357–359, 362, 493, 494
споровые 42, 57, 68, 261, 263, 266, 362
травянистые 63, 82, 92, 118, 128, 132, 159, 162, 177, 215, 257, 275, 295, 296, 302, 313, 350, 351, 372, 377, 379, 447, 449, 457
Раструб 222
Рафиды 105, 106
Рахис 224, 236, 237, 325, 381
Регенерация 273, 343, 346, 347, 349, 355, 356
раневая 355, 356
репродуктивная 347, 355
Редукция 33, 34, 83, 171, 173, 246, 281, 298, 325, 339–342, 360, 395–397, 402–405, 411, 422, 436, 439, 441, 443, 447, 451, 470, 479
Репродуктивная биология 6, 348
Рибосома 10–13, 19, 40, 72, 86, 91
Ризодерма 38, 62, 67–70, 268–270, 272–276, 285, 345
Ризоид 21–23, 27, 28, 31, 34, 35, 38, 66–68, 261, 343, 344, 360, 365, 373, 374, 376–378, 382, 383
Ризоидальная клетка 21, 375, 376, 384
Ризосфера 274
Ритидом 65, 183
Рост апикальный 40, 42, 68, 124, 129, 135, 233–235, 261, 266, 268, 273, 274, 308
верхушечный 15, 32, 33, 40, 42, 43, 78, 92, 124, 135, 233, 324, 401
вставочный 43, 152, 220, 234
диффузный 40
интеркалярный 43, 123, 124, 148, 167, 169, 220, 234, 235, 274, 344, 359, 408, 425
Рост клетки 45, 46, 115
интрузивный 46, 77, 116, 187
симпластический 46
Рыльце 407, 409, 414, 416, 418, 421, 432, 433, 440, 445–453, 455, 457, 459, 460, 485
головчатое 432, 433
лопастное 433
низбегающее 432
сидячее 433, 485
Ряд Фибоначчи 239, 241

Самоопыление 446–448, 457, 458
Сапонин 97
Сапротрофы 17
Саркотеста 389, 471, 485
Сарментация 350–352
Световая линия 473
Связник 422, 423, 429
Сегментация 188
Секрет 98, 108, 329
Секреторные клетки 97, 104
Секреторные структуры 98, 102, 107, 111

лизигенные 107–109, 111, 245, 246, 482
схизо-лизигенные 107, 108, 198
схизогенные 107, 108, 153, 159, 194, 280, 331, 484
Семенная кожура 49, 116, 120, 121, 389, 393–395, 440, 463, 465, 469, 471–474, 481, 488
Семенной рубчик 465, 466, 472, 473
Семя 50, 54, 94, 96, 116, 119–121, 123, 128, 262, 302, 312, 330, 336, 346, 355, 362, 389, 392–396, 417, 437, 445, 447, 448, 451, 463, 465, 466, 468–476, 478, 479, 481, 482, 484, 485, 487–490
Семядоли 94, 119, 120, 122, 123, 227, 282, 283, 315, 318, 392, 393, 462, 463, 466–468, 470
Семязачаток 387, 388, 390, 391, 393, 398, 409, 435, 437, 439, 441, 451
амфитропный 438
анатропный 439
атегмальный 439
битегмальный 437
висячий 439
гемитропный 438
кампилотропный 438, 439
крассинуцеллятный 438
ортотропный 438
полусогнутый 439
прямой 439
тенуинуцеллятный 438
унитегмальный 438
Семяножка 437–439, 466, 471
Семяносец 434, 487
Семяпочка 362
Семяшов 466
Септа 18
Сердцевина 21, 42, 93, 108, 111, 137, 140, 141, 145, 146, 148–154, 156, 158–162, 170–174, 177–181, 184, 209, 214, 259, 279, 286, 304
Сережка 451
Серп 404
Сиконий 403, 455, 456
Силур 27, 29, 31, 169
Симбиоз 27, 35, 265, 266, 274, 360
Симметрия 6, 343, 345, 358, 410, 411
Симпласт 275, 276
Синангии 357, 381, 387–390, 399, 421, 422
Синергида 440–442, 459
Синзоохория 490
Синкарпия 477, 481, 482, 487
Синкотилия 467
Синцитий 110
Ситовидная клетка 84, 85, 89, 91, 139, 142, 189, 196–198, 205, 209
Ситовидная пластинка 86, 87, 89, 90, 206, 207, 259
простая 85, 86, 191, 205
сложная 85, 86, 191, 205
Ситовидная трубка 84, 86, 89, 91, 158, 165, 166, 168, 189, 205–207, 209, 279, 284
Ситовидное поле 84–91, 139, 142, 191, 196–198, 206
Ситовидные гифы 84
Сифоногенная клетка 386, 387, 389–392, 429, 459, 461
Сифоностела 140, 152, 169, 171, 174
амфифлойная 140, 141, 171, 173
диктиостела 141
эктофлойная 140, 141, 171, 173, 174, 176
Складчатость листа 256
Склереида 38, 39, 49, 114–117, 167, 196, 197, 205, 207, 208, 212, 251, 257, 279, 298, 472, 476
астросклереида 116
брахисклереида 116
волокнистая 116, 197
остеосклереида 114, 117
Склеренхима 38, 39, 113–117, 137, 138, 140, 142, 143, 153, 154, 156, 159, 164–168, 173, 245, 246, 251–257, 298–300, 304–307, 310, 335, 420
Склерификация 116, 162, 197, 207
Склеротеста 389, 471, 473
Склерофиты 303–306, 309, 311
Слизевые клетки 98, 105, 159, 196–198, 207
Слизевые тельца 87
Слизь 50, 68, 91, 97, 102, 105, 107, 112, 259, 306, 319, 327, 341, 359, 361, 366, 434, 471, 472
Слоевище 23, 84, 338, 360, 364
Слоистость крахмальных зерен 95
Слоистость оболочек 47, 63, 114
Смола 97, 108, 184, 193, 195
Смоловместилище 108, 195, 196, 199

Смоляной ход 195, 256
Соленоксилия 140, 141, 171, 173
Соленостелия 141, 173, 174
Солонцы 309
Солончаки 309
Соматические клетки 20
Соплодие 406, 456, 475, 476
Сопровождающие клетки 85, 87, 90–92, 158, 165, 166, 168, 189, 198, 205, 207, 211, 250, 279, 284
Сорус 359, 379–381, 383–386, 398, 399
Сосуд 48, 75, 80–83, 86, 90, 109, 142, 154, 158, 164, 165, 167–169, 179, 189, 199–204, 209–212, 253, 275, 278, 290, 331, 332
Соцветие 16, 104, 123, 126, 128, 130, 132, 148, 169, 227–229, 319, 321–324, 352, 397, 400–402, 404–406, 451–453, 455–457, 475, 484, 489
  бокоцветное 401
  ботрическое 402, 404, 405
  брактеозное 401
  верхоцветное 401
  верхушечное 400, 402
  голое 401
  закрытое 401–403
  интеркалярное 400
  открытое 401
  пазушное 400, 402, 405
  рацемозное 401, 402, 405
  фрондозное 401
  цимозное 401–405
Сперматогенная клетка 375, 376, 384, 387, 389
Сперматозоид 24, 360–362, 366, 367, 369, 370, 374, 376, 378, 382–384, 387, 389
Спермий 392, 395, 427–429, 440, 443, 446, 459, 461, 463
Спермиогенная клетка 390, 427, 459, 461
Спермодерма 394, 463, 471
Специализация 36, 40, 268, 436, 455, 479
Спора 17, 18, 24, 26, 31, 40, 343, 344, 349, 357–361, 363–367, 369–375, 377–379, 381–383, 385, 395, 437, 449
Спорангий 26–28, 30, 31, 33, 42, 50, 357, 359, 360, 366, 367, 369–375, 377, 379–382, 384, 399
Спорангиофор 377, 378
Спорогенез 397
Спорогенная клетка 437
Спорогенная ткань 42, 357, 367, 372, 385, 425, 426
Спорогоний 364, 366–369, 371
Спородерма 358, 385, 391
Спороносный колосок 373, 376, 378
Спорополленин 358, 428
Спорофит 24–26, 31, 32, 35, 40, 70, 119, 140, 171, 173, 349, 360–362, 364, 371, 373, 374, 382, 383, 395, 396, 460, 465
Спороцит 24, 357, 358, 372, 377
Срединная пластинка 45, 47, 48
Срез поперечный 42, 52, 54, 64, 74, 90, 114, 136–138, 140, 142, 144, 148, 150, 152, 153, 156, 158, 159, 162, 163, 166, 167, 182, 183, 185, 189, 190, 192, 196, 197, 200, 203, 205, 207, 208, 213, 217, 223, 236, 240, 241, 245, 246, 255, 267, 277–280, 283, 316, 321
  радиальный 190, 192, 194, 197, 200, 204–206
  тангентальный 164, 185, 186, 189, 190, 193, 203, 204
Стаминодий 425
Ствол 21–23, 50, 65, 69, 118, 129, 132, 139, 162, 167, 176–178, 181–184, 186, 195, 208, 212, 213, 215, 229, 287, 293, 335, 336, 339, 346, 385, 401
Стебель 23, 34, 111, 125, 126, 130, 135, 143, 150, 163, 164, 167, 170, 180, 181, 214, 218, 220–222, 226, 239, 249, 254, 258, 261, 264, 282, 287, 305, 306, 309, 313–315, 319, 322, 324, 336–338, 369, 385
  ложный 220
Стела 137–142, 144, 145, 152, 153, 156, 159, 160, 166, 167, 169–176, 178, 213, 268, 271, 276, 278, 280, 309
  актиностела 138, 139, 171, 174
  артростела 144, 174, 176
  атактостела 163, 174, 216
  гаплостела 138, 140, 169, 171
  плектостела 138, 171
  протостела 138–140, 169, 171, 173, 213

эвстела 144, 150, 152, 156, 159, 164, 174, 216
Стереом 117, 118
Стилодий 407, 409, 432–434, 459, 474, 480
Стилоид 106
Столбик 407, 409, 418, 425, 433, 434, 440, 445, 447, 449, 455, 456, 474
Столбочек 271
Стрелка 130
Стробил 359, 372, 375, 377, 385, 386, 388, 389, 396–399
Стробильная теория происхождения цветка 398
Стручок 477, 485, 486, 488
Стручочек 477, 485, 486
Сферокристалл 93, 94
Сферосома 12, 13, 95, 96

Таксон 7, 20, 30, 209, 379
Таллом 22, 23, 27, 41, 67, 73, 344, 345, 350, 354, 364, 367
Таннин 54, 92, 110
Тапетум 357, 385, 390, 426, 427
Твердосемянность 473
Телом 31–34, 218, 261, 359, 399
Теломная теория 31, 33, 34, 399
Теория туники и корпуса 145
Терпеноидные соединения 97, 98, 195
Тетрада спор 358, 367
Тетрадный рубец 358
Тиллоиды 207
Тиллы 184, 202, 258, 287
Типы прохождения проводящих пучков в стеблях однодольных
диоскорейный 164
пальмовый 164
традесканциевый 164
Тирс 402, 403
Ткань абсорбционная 38
аэренхима 473
вторичная 39, 43, 63, 76, 152, 176, 288
запасающая 70, 93–97, 120, 121, 362, 395, 396, 462, 465, 470
механическая 36, 42, 48, 51, 73, 113–115, 117, 118, 135, 143, 156, 166, 167, 183, 205, 209, 242, 251, 258, 279, 290, 293, 294, 298, 302, 305, 306, 316, 335, 352, 476, 487
образовательная 36
основная 37, 38
поглощающая 339
постоянная 40, 43, 45–47, 50, 63, 98, 137, 148, 149, 268, 269, 274, 291, 350
проводящая 35, 40, 42, 43, 75, 76, 102, 105, 116–118, 135, 137, 138, 140, 150, 152, 158–160, 170, 171, 176, 178, 180, 185, 189, 190, 196, 209, 213–216, 250, 251, 276, 278, 280, 281, 286, 287, 291, 293, 301, 302, 306, 318, 340, 345, 346, 416
секреторная 98
сложная 37, 39, 76, 92, 182, 211
трансфузионная 92, 93, 255, 256
фотосинтезирующая 72, 74, 93, 98, 297, 306
Тонопласт 86, 87, 94, 105
Торус 47, 48, 192, 193, 200
Тотипотентность 40, 347
Трахеида 77–83, 92, 97, 100, 101, 103, 137, 139, 142, 164, 166, 167, 170, 189, 192–197, 199, 200, 202, 203, 209–211, 217, 250, 278, 287, 472
Трахея 79–81, 189, 209, 287
Трихомы (см. волосок) 52, 59, 102
Триэция 444
Трофика 359
Трофофилл 359, 371, 379
Туберидий 319, 336
Тургор 16, 35, 36, 77, 106, 115, 252, 488
Турион 351
Тычинка 396, 398, 399, 406–409, 411, 414, 415, 418, 420–422, 424, 425, 443, 445, 448, 449, 453, 454, 474
Тычиночная нить 406, 407, 422, 424, 425, 449

Угол дивергенции 238
Узел 22, 122, 160, 161, 218, 239, 264, 322, 378
Улитка 404
Усик 16, 130, 324, 325, 328, 340
Устье 243, 380–382

Устьице 35, 38, 52, 54–59, 64, 65, 73, 74, 101, 105, 111, 143, 153, 180, 242, 243, 245, 252–257, 262, 294, 295, 297, 300, 301, 303–311, 347, 371, 416, 430, 471, 476
Устьичная щель 54–58, 101, 246, 305
Устьичный аппарат 54, 56–59, 170
анизоцитный 57, 58
аномоцитный 57, 58
гексацитный 58
диацитный 57, 58
мезо-перигенный 57
мезогенный 57
парацитный 57, 58, 252, 253
перигенный 57
тетрацитный 58
Устьичный индекс 295
Утолщение атипичное 212, 214
вторичное 63, 83, 89, 115, 150, 152, 153, 176, 177, 181, 212, 215, 216, 277, 283, 285, 287, 288, 330
первичное 150, 162, 163, 216

Ф-белок 86, 87
Феллема 43, 63, 112, 117, 180
Феллоген 38, 39, 43, 63–65, 112, 176, 177, 179–181, 183, 184, 199, 208, 212, 259, 286, 290, 291, 331, 347
Феллодерма 39, 43, 63, 180, 199, 286, 291
Феллоид 63, 117, 199
Фиброзный слой 426
Филлодий 325
Филлокладий 323, 339, 340
Филлом 314
Филлотаксис 238, 240
Филогения 7
Флаведо 482
Флавоноиды 29, 97, 102
Флавоны 419
Флаг 418, 419
Флоэма 35, 38, 39, 43, 71, 75, 76, 84, 86, 88, 89, 91, 92, 95, 98, 105, 106, 110, 137–140, 142, 144, 152, 154, 164, 165, 167–170, 172–174, 176, 185, 198, 217, 223, 243, 245, 247, 251, 254–256, 268, 275, 276, 278–283, 289, 291, 299–301, 304, 310, 316, 317, 331, 340, 343, 346, 347
вторичная 39, 76, 85, 92, 105, 106, 108, 117, 149, 151, 152, 154, 158, 197, 198, 206, 207, 285–287, 331, 332
метафлоэма 168
первичная 39, 91, 108, 149, 151, 152, 154, 164, 170, 178, 213, 278, 283, 285, 287, 290
Фолиарная теория происхождения цветка 397
Формула цветка 409–411
Фоссилизация 176
Фотосинтез 6, 12, 14, 17, 23, 31, 33, 35, 71–75, 83, 91, 93, 111, 113, 135, 177, 218, 223, 227, 242, 244, 247, 250, 252, 259, 262, 295–298, 301, 302, 305, 306, 312, 313, 319, 323–325, 328, 338, 420, 421
Фототропизм 16, 169, 293
Фукоксантин 26

Халаза 387, 439, 459
Халазогамия 459
Хироптерофилия 452, 457
Хитин 18
Хищные растения 311
Хлоренхима 35, 38, 72–74, 143, 153, 154, 166–168, 179, 306, 340
Хлоропласт 17, 35, 53, 54, 56, 64, 71–74, 95, 113, 224, 245, 246, 297, 337, 371, 377, 388, 416, 470
Хлорофилл 14, 17, 26, 71, 72, 223, 246, 258, 293, 294
Ходы 107, 111, 144, 254, 298, 336
камеденосные 107
слизевые 38
смоляные 38, 98, 107, 178, 179, 192, 195, 199, 255, 256
Хромопротеиды 71
Хромосома 11–13

Цветение 148, 350, 405, 406, 416, 417, 419–421, 425, 430, 445, 447, 454
Цветок 104, 112, 130, 132, 313, 396–401, 406, 408, 409, 416, 417, 429, 445, 452, 455, 457, 474
актиноморфный 410, 411, 415, 445

апопетальный 413, 414
апосепальный 413, 414
апохламидный 413
ахламидный 413, 416
ациклический 407, 416
верхушечный 403, 409
гемициклический 407, 417
гетерохламидный 413–415
гомохламидный 413, 414
диплохламидный 413
женский 443, 444, 448, 451, 453–456
зигоморфный 410, 411, 414
мужской 443, 444, 448, 451, 455
обоеполый 397, 399, 414, 443, 444, 446, 448
однополый 397, 443, 448, 450
пазушный 400, 409
пестичный 443, 448
правильный 410, 411, 415
сидячий 400, 405
терминальный 404
тычиночный 443, 448, 456
хазмогамный 445, 447
циклический 407, 417
Цветоложе 398, 406–409, 413, 415–417, 419, 420, 425, 430, 432, 436, 445, 448, 474, 479, 480
Цветоножка 104, 400, 404, 406, 407, 451, 457
Цветочная трубка 408, 409, 474, 475, 483, 484
Целлюлоза 14, 18, 23, 46–49, 52, 53, 63, 68, 89, 115, 196, 258, 358, 429, 473
Ценобий 20, 477, 482, 483, 488
Ценоцит 23
Центральный цилиндр 136, 137, 145, 150, 153, 156, 215, 268–273, 276–279, 286, 288, 339
Цинарродий 479, 480
Цистолит 59, 60, 106, 107, 243
Цитокинез 27, 45, 427, 441, 462
Цитология 6
Цитоплазма 10, 11, 20, 23, 45, 68, 72, 73, 81, 86, 96, 105, 108, 112, 202, 269, 275–277, 347, 359, 376, 388, 392, 427, 440, 441, 460–462

Чашелистик 73, 406–409, 411, 413, 414, 416, 417, 419–421, 445, 474, 483, 487
Чашечка 406, 410, 411, 413, 416–420, 445, 449, 475, 489
Черенкование 355
Черенок 356
Черешок 161, 221, 222, 230, 233, 237, 258, 259, 327, 328, 337
Чечевичка 38, 39, 64, 65, 111, 126, 130, 180, 339, 476
Чешуя 53, 102, 105, 106, 125, 126, 208, 257, 316, 319–321, 390, 391, 393, 394, 396, 398, 401, 408
верхняя цветковая 414, 416
нижняя цветковая 416
почечная 102, 126, 129, 227, 228, 230, 236, 256, 257, 341
Членик 15, 78–83, 86, 109, 142, 200, 210, 479, 481, 488
ситовидной трубки 85–87, 91, 92, 205, 211
трахеи 79, 81

Шишка 385, 389–392
Шлем 414, 415
Шпорец 414, 416, 424

Щиток 403, 405, 468, 469

Эвантовая теория происхождения цветка 398, 399
Эвкариоты 9, 13, 19
Эвмеристема 40, 42, 146, 148, 150
Эвспорангиатность 379
Экзина 358, 385, 390, 391, 427, 428, 449, 451, 453
Экзогенный 98, 111, 232, 261
Экзодерма 38, 49, 62–64, 276, 277, 279, 280, 284, 337
Экзокарпий 476, 482, 485, 487
Экзоспорий 358, 359, 374, 375, 377
Экзотеста 471
Экзотеций 369, 385, 390
Элайосома 490
Элатеры 366, 367, 377, 378
Элиминация 188, 189

Эмбриология 6
Эмергенец 59, 61, 340
Энаций 28, 33, 34
Эндогенный 98, 108, 111, 261, 289, 291
Эндодерма 49, 137, 138, 140–144, 149, 153, 166, 167, 170–173, 255, 256, 276, 277, 279, 284–287, 289, 290, 316, 317, 337
Эндозоохория 490
Эндокарпий 476, 482–484, 487
Эндоплазматическая сеть 13, 40, 86, 96, 98
Эндосперм 38, 39, 93–96, 121, 388, 389, 391–393, 395, 443, 460, 462, 465, 468–472
  клеточный 460, 462
  нуклеарный 460
  руминированный 470
  целлюлярный 460
  ядерный 460
Эндоспорий 358, 359, 374, 377
Эндотеста 471
Эндотеций 369, 385, 426, 427
Энтомофилия 449, 450, 452, 457
Эпиблема 38, 39, 62, 67, 274
Эпизоохория 490
Эпикотиль 122, 466
Эпиксилия 212, 213
Эпитема 101
Эпифит 69, 70, 97, 229, 242, 319, 336, 339, 372
Эрем 482, 483
Эритродекстрин 95
Эфемероиды 296, 302
Эфемеры 302

Ягода 323, 477, 482, 483, 485–488
Ядро 10–13, 19, 23, 29, 40, 45, 50, 54, 55, 68, 69, 72, 81, 87, 89, 96, 98, 104, 105, 108, 112, 184, 197, 198, 202, 211, 234, 269–273, 359, 367, 376, 388–392, 394, 395, 426, 427, 437, 440–442, 459–463
Язычок 220, 375
Яйцевой аппарат 441, 459
Яйцеклетка 24, 360, 361, 365–367, 379, 382, 383, 388, 389, 392, 393, 395, 440–442, 459, 460, 465

Указатель названий растений

Авиценния 335
Агава 52, 77, 216, 223, 280, 306, 400, 445
Агавовые 306, 457
Агатис 192, 194, 254
Адиантум 73, 74, 140, 141
Адокса 441
Аистник 425
Айва 49, 116, 484
Акация 50, 213, 222, 325
Алтей 429
Амарант 95
Амариллис 56
Амариллисовые 319
Ананас 97, 242, 406, 474–476
Андромеда 311
Аннона 205
Антуриум 229
Апельсин 246, 483
Аралиевые 107, 280
Араукариевые 106, 178, 192, 194, 254, 390, 391
Арахис 447, 481
Арбуз 93, 324, 487
Ароидные 69, 166, 229, 317, 337, 404, 406, 429, 455
Арцеутобиум 423
Астероксилон 28, 33
Астранция 404

Багульник 128, 132, 310, 311, 423
Бакаут 205
Бальзамин 263, 416
Бальса 205
Банан 475, 485
Баньян 335, 336
Баобабовые 457
Баранец 373
Барбарис 184, 223, 324, 325, 341, 355, 430, 436
Барвинок 423
Баухиния 214

Бегония 220, 223, 345, 355, 487
Безвременник 95, 322, 334, 352, 432, 433, 460
Белая акация 184, 186, 188, 200, 202, 324, 325, 404
Белена 482, 483, 487
Белозор 425
Белокрыльник 229, 301
Беннеттиты 397–399
Береза 63, 65, 86, 102, 117, 125, 132, 183, 200, 203, 207, 208, 210, 212, 248, 258, 263, 264, 302, 312, 345, 397, 438, 450, 451, 459, 482, 483
Бересклет 184, 200, 207, 403, 467
Бешеный огурец 488
Бигнониевые 457
Бигнония 213, 214
Бобы кормовые 55
Бодяк 230, 351, 490
Болотный кипарис 87, 194, 301, 339
Болотный мирт 311
Борщевик 155
Боярышник 324, 340, 341, 355, 404
Бриофиллюм 353, 355
Бромелиевые 229
Брусника 128, 132, 419, 429
Буквица 316
Бурачниковые 107, 404, 433, 449, 482
Бутень 318
Бутылочное дерево 453

Валериана 316, 410
Валлиснерия 297, 451
Ваниль 336
Василек 417, 418, 420, 423, 486, 487
Вахта 301
Вейник 253, 268
Вельвичия 79, 80, 257, 258, 394, 395, 397, 443
Венерин башмачок 315
Венерина мухоловка 311, 327, 328

Вербейник 419
Вербеновые 102, 439
Вереск 281, 311, 429, 430, 438
Ветреница 243, 296, 315, 350, 353, 479
Вех 316
Взморник 451
Виктория 218
Виноград 93, 106, 160, 208, 209, 249, 324, 340, 355, 476, 482
Виноградовые 105, 341
Вистерия 214
Вишня 50, 116, 184, 258, 476, 479, 480
Водокрас 297, 298, 351
Водосбор 334, 419, 425, 430, 479
Водяной гиацинт 223
Водяной орех 223, 297, 337
Волоснец 252
Вольвокс 20, 21
Воробейник 483
Воронец 287, 479
Вороний глаз 293, 407
Восковой плющ 406
Вьюнок 351, 468
Вязель 481

Гвоздика 58, 411, 412, 417, 419, 425, 432, 436, 445, 476, 487
Гвоздичные 57, 116, 153, 159, 160, 263, 403, 439, 443, 448, 470, 478, 487, 489
Гевея 110
Гельминтостахис 381
Георгина 332, 334
Гераниевые 116, 439
Герань 294, 403, 410, 411, 419, 424, 445, 482
Геснериевые 122
Гинкго 145, 222, 247, 280, 395
Гирчовник 221
Гладиолус 322, 415
Гледичия 213, 324
Гнетовые 385, 394, 397, 443
Гнетум 79, 80, 210, 216, 394, 395, 443
Голорос 28, 30, 31, 33
Гомалокладус 322
Гониум 20
Гонокариум 100
Горец 222, 423, 450
Горох 96, 120, 222, 262, 275, 400, 410, 412, 419, 425, 470, 475, 476, 480
Граб 203, 451
Гравилат 122, 128, 238, 408, 416, 430, 479, 480
Гранат 483, 484
Гранатовые 484
Грецкий орех 203, 259, 262, 280, 470
Гречиха 113, 249, 439
Гречишные 222, 322, 449, 470, 485
Гроздовник 140, 379, 381
Груша 65, 116, 130, 186, 187, 201, 213, 324, 404, 417, 432, 459, 475, 484
Грушанка 402, 429, 457
Грыжник 130, 413
Губоцветные 153, 160, 239, 402, 417, 420, 422, 424, 433, 437, 439, 475, 482
Гусиный лук 296, 342, 352, 414

Дазилирион 306, 307
Двулепестник 301
Девичий виноград 324
Дегенерия 162, 430, 432
Дербенник 449
Десмодиум 480
Джузгун 307, 311
Диервилла 21, 403
Диоскорейные 164, 332
Диоскорея 174, 344
Дисхидия 326
Драпарнальдия 21
Дремлик 420
Дримис 80, 199
Дрок 304, 305
Дуб 82, 120, 121, 124, 132, 159, 160, 184, 189, 200, 201, 203, 207, 208, 210, 212, 248, 257, 263, 264, 305, 312, 397, 451, 459, 475, 488
Дурвилея 22
Дягиль 221

Ежевика 59, 355, 475, 479, 480
Ель 63, 93, 95, 117, 132, 133, 180, 184, 192, 194–196, 198, 199, 254–256, 264, 266, 293, 312, 346, 391, 393, 394

Жеруха 352
Живокость 155, 350, 430
Живучка 122, 351, 423
Жимолость 124, 406, 448
Жирянка 102, 319, 327
Жюссея 112, 338, 339

Заразиха 17, 468, 471, 485, 489
Заячья капуста 318, 332
Звездчатка 58, 414, 432, 486, 487
Зверобой 108, 483
Зверобойные 108
Зеленчук 351
Земляная груша 318
Земляника 101, 122, 351, 356, 408, 416, 419, 445, 474, 475, 479, 480
Земляничное дерево 183
Злаки 52–55, 57, 58, 68, 80, 96, 102, 107, 111, 112, 162, 167–169, 220, 233, 248, 251–254, 272, 280, 281, 289, 305, 306, 319, 414, 416, 433, 434, 451, 468–470, 481
Зонтичные 95, 107, 111, 153, 158–160, 218, 220, 221, 223, 233, 255, 256, 263, 280, 316, 404, 409, 434, 438, 443, 446, 467, 474, 484
Зопник 332
Зостера 451
Зубянка 352, 353

Ива 101, 128, 203, 259, 344, 352, 355, 413, 443, 485, 489
Иван-чай 290, 351, 408, 482
Иглица 323
Икациновые 100
Инжир 455, 456, 475
Ипомея 429
Ирис 57, 246, 251, 263, 279, 316, 433, 434, 482, 483
Иссоп 308
Истод 423, 424

Казуарина 223
Какао 96, 401
Кактус 97, 306, 341, 408, 439, 445, 456

Кактусовые 105, 341, 457
Каламиты 176, 379
Каланхоэ 57, 264, 355
Калина 126, 127, 404
Калистегия 153, 154
Калужница 301, 407, 413, 414, 475, 478
Камелия 116, 251, 257
Камнеломка 432, 457
Камыш 413, 416
Кандык 319
Канна 410, 456
Капуста 57, 247, 272, 314, 319, 347, 474, 485, 486
Карагана 325
Картофель 94, 95, 293, 317, 318, 340, 356
Катальпа 482
Каулерпа 22, 23
Качим 443, 489
Каштан конский 102, 126, 222, 226, 230, 257, 293, 450
Кедр 107, 130, 254, 256
Кермек 309
Кипарис 184, 194, 197–199, 254, 389, 391
Кипарисовые 108, 188
Кипрей 263, 420
Кирказон 82, 153, 155, 159
Кирказоновые 105, 116
Кислица 16, 293, 301, 316, 317, 319, 325, 424, 447, 488
Кисличные 449
Клевер 130, 302, 419, 425, 475, 481
Клен 88, 120, 127, 132, 183, 201, 207, 208, 220, 223, 226, 248, 258, 345, 457, 467, 482, 483, 489
Клещевина 94–96, 120, 121, 247, 249, 425, 451, 467, 470
Клинолисты 176, 379
Клоповник 472
Клюква 311
Ковыль 53, 252–254, 305, 447
Козелец 109, 110
Козлобородник 16, 486, 487
Кок-сагыз 428, 459, 460
Коллеция 324

Колоказия 101, 166, 317
Колокольчик 94, 159, 229, 402, 419, 476
Копытень 447
Корифа 218
Короставник 54
Костенец 355
Костяника 351
Кочедыжник 140, 379
Крапива 61, 62, 451
Крапивные 107, 266
Красавка 102, 106, 115, 153
Красноднев 404
Крестовник 341
Крестоцветные 57, 93, 105, 263, 266, 401, 410, 424, 433, 437, 448, 470, 474, 485
Крушина 127, 184, 201, 302, 484
Крыжовник 59, 487
Кубышка 112, 275, 297, 298, 316, 424, 470
Кувшинка 16, 112, 275, 297, 298, 316, 417, 421, 424, 425, 433, 435, 445, 470, 471, 484
Куколь 467, 468
Куксония 27, 28, 30, 31
Кукуруза 93, 162, 163, 167, 252, 253, 263, 264, 275, 279, 335, 404, 433, 443
Кукушкин лен 23, 369
Купальница 416, 478
Купена 53, 96, 166, 315, 316, 342
Купырь 414, 483

Лабазник 263
Лавровые 105, 423
Ладьян 261, 315
Лактук 486
Ландыш 128, 166, 227, 248, 277, 302, 316, 317, 342, 355, 401, 407, 415, 434, 482
Лапчатка 408, 416, 432, 433, 479
Ластовневые 108, 159, 341, 470
Лен 96
Лепидодендрон 170, 174, 176, 177
Лжелиственница 130
Лжетсуга 271
Лилейник 404
Лилейные 319, 342
Лилия 319, 321, 342, 352, 415, 420
Лимон 106, 243–246
Липа 65, 127, 132, 159, 160, 200–203, 205–208, 220, 234, 237, 258, 302, 345, 406, 450, 467, 475, 476
Липовые 105, 470
Лиственница 63, 117, 130, 180, 194–199, 256, 257, 391
Лобелия 447
Ломонос 208, 402
Лопух 60, 61, 128, 404, 412
Лотос 218, 479
Лох 258
Лук 40, 52, 53, 94, 105, 106, 109, 124, 164–166, 245, 246, 271, 278, 280, 319, 320, 322, 334, 441, 468, 469
Львиный зев 410
Льнянка 308, 351, 414
Любка 332
Люпин 59, 60, 282, 283, 424, 467, 472, 473
Люцерна 264, 480, 481

Магнолия 160, 398, 402, 407, 422, 424, 425, 428, 432, 439, 471, 472, 475, 478, 480
Мандарин 475
Маревые 449, 470
Марь 61, 216, 413, 473
Марьянник 67, 229, 434, 454
Махерион 214
Медуллоза 215
Медуница 247, 263, 315, 419
Меллоа 214
Миндаль 50, 94, 120, 479
Мирмекодия 336
Миртовые 400, 457
Молиния 319
Молодило 223, 293, 306
Молочайные 108, 263, 341
Монстера 406
Морковь 330, 331
Морозник 229, 231
Мускусница 316, 490
Мыльнянка 154, 419, 432, 444
Мышехвостник 407, 447

Мюленбекия 322, 345
Мятлик 128, 220, 254, 265, 322, 352, 353

Наперстянка 453
Нарцисс 319, 321, 415
Настурция 101, 222, 247, 416, 470
Недотрога 53, 150, 263, 293, 301, 468
Незабудка 293, 410, 419, 423, 428, 429
Непентес 103, 104, 327, 329
Нивяник 302, 420, 426
Нимфейные 68
Новозеландский лен 251, 304
Ногоплодник 92, 254–256
Ногоплодниковые 323
Ноготок 418, 419
Норичник 232, 434
Норичниковые 454
Нут 221, 222

Облепиха 60, 213, 443
Овсюг 490
Овсяница 53, 252, 308
Огурец 444, 475
Одуванчик 108, 128, 130, 132, 344, 404, 420, 487
Ожика 413, 416
Окопник 418
Олеандр 108, 304, 305, 422, 423
Олений рог 232
Ольха 117, 127, 159, 160, 200, 203, 207, 208, 248, 258, 263, 268, 397
Омела 132, 133, 180, 487
Омеловые 423
Ореховые 470
Орляк 79, 140, 142, 173, 379, 382
Орхидные 69, 105, 261, 266, 315, 332, 415, 424, 454, 455, 465, 469, 471, 489
Осина 65, 222, 248, 258, 293, 351
Ослинник 408, 482
Осока 52, 80, 112, 167, 168, 248, 272, 289, 301, 475, 485
Осоковые 266, 470
Остролодочник 221
Офрис 332, 455
Очиток 57, 293, 306, 307
Очный цвет 487

Падуб 203, 223
Пальма 68, 89, 96, 118, 129, 162–164, 167, 218, 236, 237, 257, 278, 279, 400, 404, 445, 465, 470, 479
  кокосовая 96, 482
  сейшельская 465, 488
  фителефас 96
  хамеропс 279
Пандáнус 273, 335
Пандорина 20
Папоротниковидные 31, 63, 177, 243, 261, 262, 278, 360, 362, 371, 379
Парротия 205
Паслен 243, 404, 430
Пассифлора 324, 466, 467
Пастушья сумка 128, 462, 467, 485
Пеларгония 54
Перец 100, 468, 475
Перечные 105
Персик 50, 93
Песчанка 443
Петров крест 17, 95
Петрушка 330, 331
Печеночники 23, 67, 73, 344, 345, 354, 364, 367, 369, 371
Пиксидантера 423, 430
Пикульник 418, 423, 434
Пион 334, 355, 428, 430
Пихта 93, 105, 147, 183, 184, 194, 197–199
Платан 203, 208, 439
Платицериум 229
Плаун 39, 84, 132, 133, 135, 138, 139, 145, 150, 243, 271, 277, 357, 359, 360, 372–376
Плаунок 226, 374
Повилика 17, 336, 467
Подмаренник 57, 153, 154, 221, 222, 305
Подорожник 54, 132, 150, 264, 316, 404, 450, 457, 471, 472, 482, 490
Подостемовые 338
Подснежник 319
Подсолнечник 16, 54, 96, 107, 115, 120, 153, 155, 158, 247, 486, 487

Полынь 350
Помидор 483
Примула 101, 404, 407, 411, 436
Пролеска 128, 296, 319, 334, 415
Просо 167, 253
Прострел 350
Псилот 261, 357
Псилофиты 30
Птицемлечник 319
Пузырчатка 19, 23, 122, 261, 297, 327, 328
Пшеница 167, 232, 235, 269, 273, 275, 404, 428, 447, 469
Пырей 315, 316

Рафия 218
Ревень 106, 128, 355, 433
Редис 330, 331, 485
Редька 69, 330–332, 474, 485, 486
Резеда 430, 433, 454
Резедовые 105
Ремнецветные 487
Рео 53
Репа 330
Репник 486
Ризофора 335, 355
Риния 28, 30, 31, 84, 137, 169, 359
Рис 95
Риччия 367
Рогач 486
Рогоз 162–164, 301, 424
Роголистник 122, 261, 297, 439, 451
Рожь 404, 460
Роза 59, 112, 129, 221, 356, 417, 423, 430, 453, 480
Росянка 16, 102, 103, 311, 326, 327, 404, 447
Руппия 451
Рябина 203, 484
Рябчик 319, 342, 429
Ряска 352

Саговник 79, 107, 128, 222, 280, 386, 387, 391
Саксаул 215, 303, 311
Сальвиния 261, 383, 384, 442
Самшит 223
Сангвинария 108
Саррацениевые 329
Саррацения 328, 329
Сахарный тростник 445
Сведа 309
Свекла 460
Свидина 112, 132
Свинчатковые 102, 487
Седмичник 419
Секвойя 87, 186, 312
Селагинелла 226, 230, 271, 374–376
Сельдерей 115
Семела 323
Семенные папоротники 213, 215, 388, 399
Сенполия 60, 61, 355
Сердечник 352, 355
Сержания 214
Синеголовник 223, 251, 489
Сирень 127, 129, 132, 160, 249, 258
Ситник 112, 289, 302, 416, 434, 469
Ситниковые 404
Сложноцветные 68, 69, 81, 94, 96, 109, 110, 113, 153, 159, 230, 341, 404, 413, 417, 419, 420, 422, 425, 441, 443, 448, 470, 474, 485, 489
Смолка 418, 419, 486, 487
Смородина 101, 102, 207, 228, 230, 486, 487
Снежноягодник 112
Сныть 302
Солерос 309
Сорго 93, 167
Сосна 63, 65, 73, 92, 117, 130, 131, 179, 180, 184, 187, 192–199, 241, 254–256, 264, 312, 389–394, 459
Софора 213, 479
Сочевичник 419
Спаржа 70, 164–166, 323, 332, 470
Стапелия 306
Стеркулия 335
Стигеоклониум 21
Стрелолист 229, 232, 297, 423, 424, 434, 489
Стрептокарпус 122, 123
Сумах 184
Сурепка 273, 412
Сусак 164, 165, 435, 446
Сфагнум 71, 309, 369–371

Сфацеллярия 350
Сциндапсус 166
Сыть 300

Таволга 303
Тамарикс 309, 310
Таро 101, 317
Телиптерис 140, 141
Терн 324
Тимофеевка 302
Тимьян 457
Тинуйя 214
Тисс 106, 184, 194, 256, 389, 391, 394
Топинамбур 318
Тополь 65, 102, 126, 128, 130, 132, 159, 212, 222, 257, 259, 290, 351, 355, 443, 489
Традесканция 58, 164, 166, 243
Тростник 252
Троходендрон 199, 210
Тсуга 391
Тыква 89, 90, 113, 159, 278, 287, 324, 340, 415, 428, 475, 477, 487, 488
Тыквенные 75, 93, 107, 116, 159, 263, 324, 436, 444
Тысячелистник 414, 418, 420
Тюльпан 128, 164, 166, 319, 342, 352, 408, 413, 415, 421, 433, 475, 476
Тюльпанное дерево 63, 80, 200, 221

Ужовник 140, 275, 278, 379, 381
Узумбарская фиалка 60, 61, 355
Улотрикс 21, 24
Ульва 24
Уруть 297

Фасоль 54, 73, 94, 100, 120, 222, 284, 466, 467, 470
Ферула 220, 221
Фиалка 59, 222, 410, 419, 447, 471, 472, 485
Физалис 417
Фикус 97, 106, 108, 127, 242, 243, 251, 335, 336
Филлантус 323
Филлокладус 323
Фисташка 303
Фриезия 66
Фуксия 101, 416, 456
Фукус 24, 343
Фунария 23, 369, 371
Функия 244

Хара 21, 22, 350
Хвощ 21, 39, 53, 59, 111, 135, 136, 143, 144, 150, 174, 263, 269, 302, 344, 357, 359, 377–379
Хламидомонада 19, 20
Хлопчатник 59, 346, 489
Хмель 59, 60, 145, 280, 467
Хохлатка 296, 318, 424
Хурма 96, 467, 468, 470

Царьградские рожки 479
Цезальпиния 101, 184
Цератозамия 386
Цикламен 318
Цикорий 344, 355, 404, 418, 420, 423
Циссус 341
Цитрус 109, 464

Чабрец 308
Чай 116
Частуха 413, 414, 447, 489
Чемерица 218, 219, 443
Череда 486, 487
Черемуха 189, 207
Черемша 319
Черника 203, 281, 423, 430, 434, 471 472
Чернушка 478, 481
Чилим 337
Чина 249, 418, 423, 425, 434
Чистец 305
Чистотел 108, 423, 466, 485
Чистяк 263, 353, 423, 467

Шафран 275, 322, 334, 433
Шелковица 108, 406, 474
Шиповник 222, 324, 408, 479
Шпажник 352, 415

Щавелек 290
Щавель 113, 344, 434, 475
Щетинник 220, 252
Щирица 95
Щитовник 140, 142, 171, 173, 379, 381

Эбеновое дерево 184, 205
Эвдорина 20
Эвкалипт 108, 183, 208, 244–246, 293, 312, 456, 478
Эвкомия 110
Эктокарпус 360
Элисрена 214
Элодея 19, 70, 297, 352, 451, 490
Энтада 213, 481, 489
Энцефаляртос 386
Эспарцет 480, 481
Эфедра 79, 145, 210, 223, 394, 395, 443

Юкка 216

Яблоня 130, 131, 159–161, 184, 187, 201, 208, 213, 220, 257, 275, 290, 346, 356, 408, 410, 417, 433, 467, 471, 472, 474, 475, 483
Ямс 332
Ярравия 357
Ярутка 128, 485, 486
Ясень 65, 82, 89, 106, 159, 160, 183, 188, 200, 201, 207, 208, 210, 275, 293, 413, 414, 482, 483, 489
Ясменник 60, 222
Ястребинка 59, 238, 486
Ятрышник 332, 412
Ячмень 319, 404

Оглавление

От автора **3**

Введение **5**

Часть I
Происхождение высших растений
и их анатомо-морфологическая дифференциация
в связи с жизнью на суше **9**

Глава 1. Место высших растений в системе органического мира **9**

1. Прокариоты и эвкариоты 9
2. Растения и животные, их сходство и различия 14
3. Растения и грибы, их сходства и различия 18

Глава 2. Высшие растения и водоросли. Гипотезы происхождения высших растений **19**

1. Типы структурной организации водорослей и высших растений 19
2. Особенности размножения водорослей и высших растений . . 24
3. Гипотезы происхождения высших растений 25

Глава 3. Морфолого-анатомическая дифференциация высших растений в связи с выходом на сушу **30**

1. Усложнение внешнего строения растений 30
2. Внутренняя дифференциация тела высшего растения 34

Глава 4. Ткани высших растений **37**

1. Классификация тканей 37
2. Образовательные ткани — меристемы 39
3. Цитологические основы роста и дифференциации клеток — производных меристем 45

Глава 5. Постоянные ткани **52**

1. Покровные ткани 52
   1.1. Эпидерма 52
   1.2. Первичная ткань корня 62
   1.3. Вторичная покровная ткань 63
   1.4. Чечевички 64
   1.5. Корка 65

2. Абсорбционные ткани 66
3. Фотосинтезирующие ткани 71
4. Проводящие ткани 74
4.1. Общие сведения о проводящих тканях 74
4.2. Ксилема 76
4.3. Флоэма 83
4.4. Трансфузионная ткань 92
5. Запасающие ткани 93
6. Секреторные, или выделительные, ткани 97
6.1. Экзогенные структуры 98
6.2. Эндогенные структуры 105
7. Воздухоносные ткани, или ткани проветривания 111
8. Механические ткани 113

Часть II
Развитие и строение вегетативных органов высших растений 119

Глава 6. Начальные этапы развития растений и морфология побега 119

1. Ранние этапы развития высшего растения 119
2. Морфология побега 123

Глава 7. Анатомия стебля 135

1. Строение конусов нарастания и анатомия стеблей высших споровых растений 135
1.1. Строение конуса нарастания. Понятие о стеле 135
1.2. Строение стеблей плауновидных 138
1.3. Строение стеблей папоротников 139
1.4. Строение стеблей хвощей 143
2. Строение конуса нарастания побега, дифференциация и расположение постоянных тканей в стеблях семенных растений 144
2.1. Строение конуса нарастания 144
2.2. Заложение прокамбия и дифференциация проводящих тканей. Общий план строения эвстелы у голосеменных и двудольных покрытосеменных растений 150
2.3. Разнообразие типов анатомического строения междоузлий двудольных растений 153
2.4. Строение стеблей двудольных растений в зоне узлов . . . 160
2.5. Строение междоузлий стеблей однодольных покрытосеменных растений 162
3. Стелярная теория 169

Глава 8. Анатомия многолетних ветвей и стволов древесных растений . . 176

1. Особенности вторичного утолщения стеблей палеозойских и современных древесных растений 176
2. Общие закономерности строения однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов хвойных и лиственных древесных растений 178
3. Камбий 185
4. Вторичные проводящие ткани древесных растений 189
   4.1. Общие принципы строения проводящих тканей 189
   4.2. Древесина хвойных растений 192
   4.3. Луб хвойных растений 196
   4.4. Древесина лиственных древесных растений 199
   4.5. Луб лиственных древесных растений 205
5. Функциональные системы древесины и луба 209
6. Особые типы вторичного утолщения 212

Глава 9. Лист 218

1. Морфология листа и его функции 218
2. Развитие листа 232
3. Листорасположение 238
4. Анатомия листовой пластинки 241
   4.1. Эпидерма 242
   4.2. Мезофилл 243
   4.3. Проводящая система листовой пластинки 247
   4.4. Механическая система листовой пластинки 251
   4.5. Особые типы строения листьев 251
5. Листопад 257

Глава 10. Корень 261

1. Происхождения корня и его функции 261
2. Морфологические особенности корня и корневой системы . . 262
3. Анатомическое строение корня 268
   3.1. Апикальная меристема корня 268
   3.2. Корневой чехлик 273
   3.3. Зона роста 274
   3.4. Зона поглощения веществ и дифференциации постоянных тканей 274
   3.5. Зона первичного строения 276
   3.6. Стела корня 278
4. Структурная целостность проводящей системы молодого растения 281
5. Вторичное утолщение корня 283
6. Развитие боковых и придаточных корней 288

Глава 11. Влияние внешних условий на строение растений 292

1. Растения и свет 292
2. Растения и вода 296
   2.1. Гидрофиты 297
   2.2. Гигрофиты 301
   2.3. Мезофиты 302
   2.4. Ксерофиты 302
3. Растения и другие экологические факторы 308

Глава 12. Метаморфозы вегетативных органов 313

1. Общие понятия о метаморфозе 313
2. Метаморфозы побега 314
   2.1. Видоизменения надземных побегов 322
3. Метаморфозы листьев 324
   3.1. Ловчие листья хищных растений 326
4. Метаморфозы корней 329
5. Понятия о гомологичных и аналогичных органах, редукции, конвергенции и параллелизме 339

Глава 13. Общие закономерности морфогенеза растений 343

Часть III
Морфологические основы репродуктивной биологии высших растений 348

Глава 14. Общая характеристика репродуктивных органов и размножения высших растений 348

1. Типы размножения 348
2. Вегетативное размножение 350
3. Генеративное размножение 357
   3.1. Бесполое размножение 357
   3.2. Половое воспроизведение 360
   3.3. Гетероспория и связанные с нею особенности размножения 361

Глава 15. Морфологическое разнообразие репродуктивных структур архегониальных растений 364

1. Растения с преобладанием гаметофита в цикле развития. Отдел Моховидные (*Bryophyta*) 364
2. Растения с преобладанием спорофита в цикле развития 371
   2.1. Отдел Плауновидные (*Lycopodiophyta*) 372

2.2. Отдел Хвощевидные (*Equisetophyta*) 377
2.3. Отдел Папоротниковидные (*Pteridophyta*) 379
3. Отдел Голосеменные (*Gymnospermae*, или *Pinophyta*) 385
3.1. Саговниковые 385
3.2. Хвойные 389
3.3. Гнетовые 394

Глава 16. Отдел Покрытосеменные (*Angiospermae*, или *Magnoliophyta*) . . 396

1. Основные отличия покрытосеменных от голосеменных 396
2. Гипотезы происхождения цветка 397
3. Расположение цветков на растении 400
4. Общие принципы развития и строения цветка 406

Глава 17. Морфологическое разнообразие цветков 413

1. Околоцветник 413
1.1. Простой околоцветник 415
1.2. Чашечка 416
1.3. Венчик 417
1.4. Функции околоцветника 420
2. Андроцей 421
2.1. Морфология андроцея 421
2.2. Развитие тычинки. Микроспорогенез и формирование мужского гаметофита. Вскрывание пыльника 425
3. Гинецей 430
3.1. Морфология гинецея 430
3.2. Строение семязачатков 437
3.3. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита 440
3.4. Обоеполые и однополые цветки и их распределение на растениях 443

Глава 18. Цветение и опыление 445

1. Цветение 445
2. Опыление 446
2.1. Самоопыление, или автогамия 446
2.2. Морфологические особенности цветков, облегчающие перекрестное опыление 447
2.3. Абиотическое перекрестное опыление 449
3. Биотическое перекрестное опыление 452
3.1. Общие особенности опыления 452
3.2. Понятие об аттрактантах 452
4. Лабильность опыления 457

Глава 19. Особенности оплодотворения, развитие зародыша и эндосперма 459
1. Общие особенности оплодотворения 459
2. Апомиксис 463

Глава 20. Семя и плод **465**
1. Общая характеристика семени 465
2. Зародыш 467
3. Запасающие ткани семян 470
4. Семенная кожура 471
5. Плод 474
5.1. Общая характеристика 474
5.2. Принципы классификации плодов 475
6. Апокарпии 478
7. Синкарпии 481
8. Паракарпии 485
9. Лизикарпии 487
10. Распространение плодов и семян 488

Дополнительная литература **492**

Указатель терминов **495**

Алфавитный указатель названий растений **513**